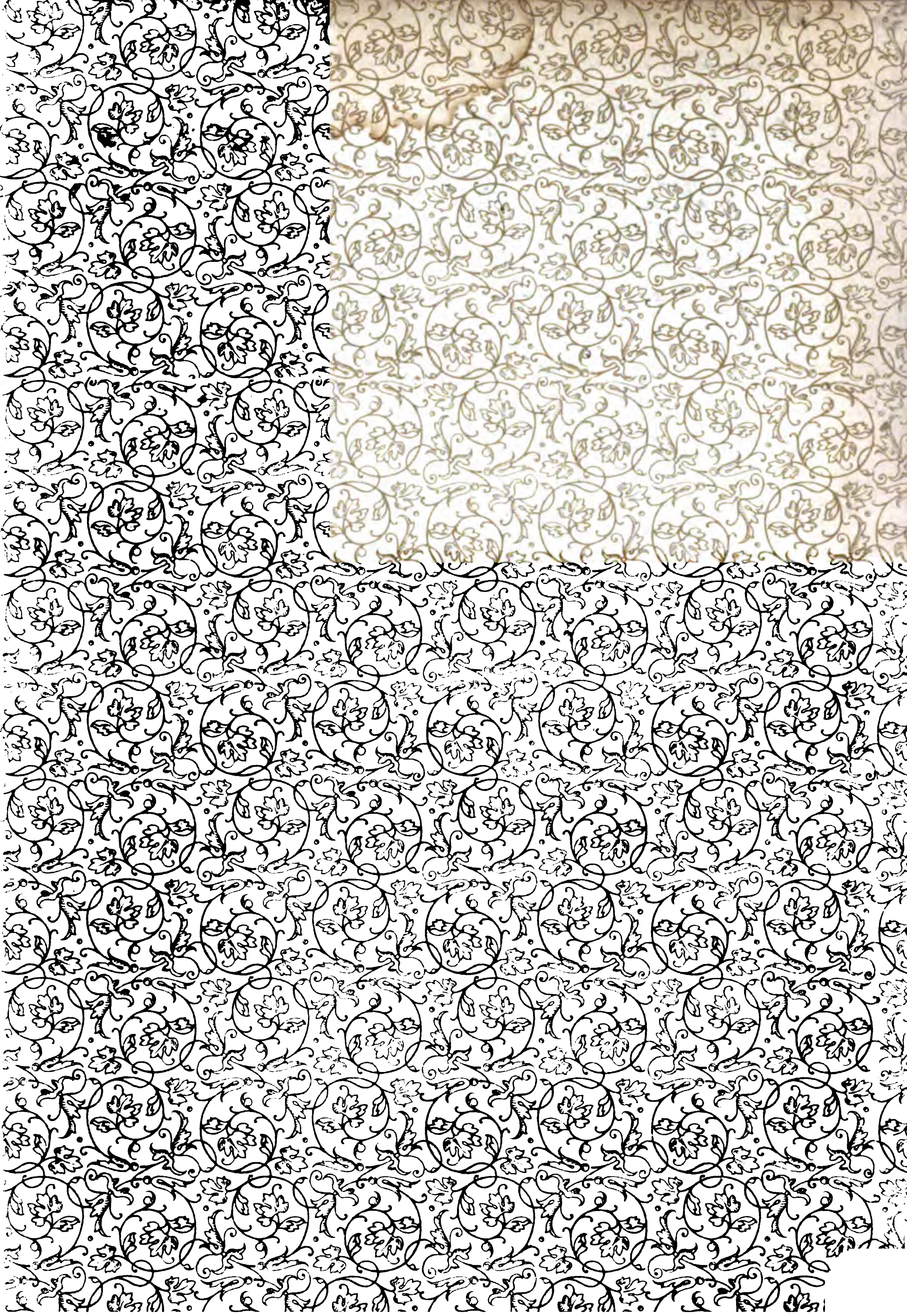

1837
ARTES
SCIENTIA
VERITAS
LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN
E PLURIBUS UNUM
TUEBOR
SI QUAERIS PENINSULAM AMOENAM
CIRCUMSPICE



Studien

über die

Protoplasmaströmung bei den Characeen.

Von

Dr. Georg Hörmann.

Mit 12 Abbildungen im Text.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1898.

Inhaltsverzeichnis.

I. Kapitel.

Ueber den Einfluss der Zellteilung auf die Stromrichtung.

Die Gesetzmäßigkeit der Stromrichtung und der Lage der Stromebene in den einzelnen morphologisch differenzierten Gliedern der Characeen (Stengel, Blatt, Rindenzellen, Wurzeln etc.) einerseits, andererseits die Unmöglichkeit, durch irgend welche experimentelle Eingriffe die einmal bestehende Stromrichtung umzukehren oder die Lage der Stromebene zu ändern — selbstverständlich in Bezug auf die Zellwand der betreffenden Zelle — haben bei den Forschern die Ueberzeugung geweckt, „daß die Bewegung der Säfte in den Zellen der Characeen nicht von zufälligen Ursachen abhängt, sondern notwendigen inneren und strengen Gesetzen folgt" (ALEXANDER BRAUN, Ueber die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Characeen, Berlin, Buchdruckerei der Königlichen Akademie der Wissenschaften, 1852, S. 8.)

Offenbar sind zwei Annahmen denkbar, welche man einer Erklärung dieser starren Gesetzmäßigkeit zu Grunde legen kann. Erstens kann man sich vorstellen, daß äußere Reize unbekannter Art sie bedingt haben und daß diese ebenso wie in grauer Vergangenheit auch jetzt noch in der embryonalen Zelle die künftige Richtung der Plasmaströmung und Lage der Stromebene bestimmen. Gegen eine derartige Anschauung läßt sich, solange wir über die Natur der Reize und die Bedeutung der Stromanordnung in den einzelnen Zellgruppen nichts wissen, ein zwingender Einwand nicht erheben.

Wir können aber auch annehmen, daß in der Gegenwart bei den Characeen die ihnen eigene Stromanordnung vererbt wird, so daß die Strömungsgesetze unabhängig von eventuellen äußeren

Reizen in die Erscheinung treten. Weiter unten soll nun eine neue Anschauung über die Bedeutung einzelner Stromanordnungen bei den Characeen entwickelt werden, von welcher aus rückschließend der Verfasser sich mehr der Annahme einer Vererbung zuwenden möchte, und es mögen daher gleich hier noch einige Bemerkungen folgen, wie wir uns dann das Zustandekommen der verschiedenen Stromanordnungen zu denken hätten.

Unter der Voraussetzung einer Vererbung also muß in der embryonalen Zelle die künftige Stromrichtung schon festgelegt sein. An der Grenze zwischen ruhender und strömender Plasmaschicht muß eine stets fließende Kraftquelle vorhanden sein; da aber die hier wirkenden Kräfte nur nach einer einzigen bestimmten Richtung wirken können, so folgt daraus, daß wir der ruhenden oder der bewegten Plasmaschicht oder beiden eine bestimmte Struktur beilegen müssen, die nur nach einem Sinne orientiert ist. Denn augenscheinlich sind drei Möglichkeiten gegeben: 1) Die ruhende Plasmaschicht bewegt die strömende, beispielsweise wie wenn sie mit einem nach innen und nur nach einer Richtung schlagenden Wimperkleide versehen wäre; 2) die strömende Plasmaschicht bewegt sich aktiv, wie wenn sie mit einem eben solchen, jedoch nach außen gerichteten Wimperkleide versehen wäre; 3) die Strömungserscheinung ist die einsinnig orientierte Resultierende abstoßender oder anziehender Kräfte, die an der Grenze zwischen ruhender und strömender Schicht als das Produkt chemischer Wechselwirkung beider hervorgerufen werden.

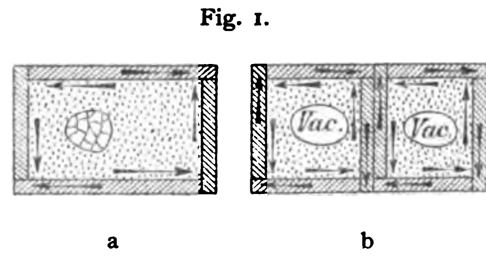
Wir wissen nun, daß embryonale Zellen, in denen noch keine Strömung herrscht, sich dadurch auf dieselbe vorbereiten, daß Vakuolen im Plasma und zwar offenbar nur in dem Teile, der später der strömende wird, entstehen und durch ihre Konfluenz den Zellsaftraum bilden. Von anderen die Strömung einleitenden Metamorphosen im Innern der Zelle ist uns nichts bekannt. Daher erscheint die Annahme, daß schon in der embryonalen Zelle die ruhende Plasmaschicht parietal, d. h. der Zellwand anliegend, angeordnet ist, durchaus gerechtfertigt. Nehmen wir nun vorläufig die dritte Möglichkeit als die wahrscheinlichste an und bezeichnen wir die von uns postulierte, einsinnig orientierte Struktur mit zwei einander entgegengesetzten Pfeilen, wobei die Richtung des inneren Pfeils die spätere Stromrichtung angeben soll. Dann erhellt, daß eine Zellteilung, die nach dem Schema abläuft, daß der ursprüngliche Kern sich in zwei neue teilt und das Plasma sich

in der Mitte durchschnürt, zwei Zellen hervorbringt, in denen beiden die künftige Stromrichtung schon festgesetzt ist (Fig. 1 a und b).

Es resultiert daraus jene Stromanordnung, wie sie z. B. in den aufeinander folgenden Gliederzellen eines Blattes, die keinen Knoten zwischen sich haben, zu beobachten ist (Fig. 2). Bekanntlich gelingt die Unterbindung röhrenförmiger Zellen mit dem Erfolg, daß nun in jeder der beiden durch die Ligatur getrennten Hälften die Strömung in ihrer ursprünglichen Richtung unverändert weitergeht, und die vollständige Analogie beider Vorgänge in Bezug auf die Stromanordnung ist immerhin bemerkenswert.

Fig. 1.

Fig. 2.



a b

Fig. 1. (Schematisch.) Junge Zellen. a noch ungeteilt, b geteilt und sich zur Strömung anschickend. Die gestrichelte Zone bedeutet die spätere ruhende Plasmaschicht, die getüpfelte mit dem Kern in a und den Vakuolen in b die spätere strömende Plasmaschicht, der innere Pfeil die in der embryonalen Zelle schon festgelegte künftige Stromrichtung.

Fig. 2. Die punktierte Linie bedeutet den Indifferenzstreifen.

Wenn wir jedoch auf das Verhältnis der letzteren zwischen Blattquirl und Stengel übergehen, so sehen wir, daß diese einfache Erklärungsweise des Aufeinanderfolgens der Stromrichtungen nur noch angenähert für die eine Hälfte der Blätter sich eignet, in der anderen Hälfte findet gerade die umgekehrte Stromrichtung statt. Daraus folgt, daß bei irgend einer der Zellteilungen, welche hier zwischen unterem Blattinternodium und Stengel stattgefunden haben, eine Umkehrung der oben postulierten, einsinnig orientierten Struktur bewirkt worden sein muß. Wir wissen nicht, welchen Weg dabei die Natur einschlägt, aber der Effekt ist jedenfalls der, als ob bei der betreffenden Zell-

teilung das gesamte Plasma der einen künftigen Zelle sich um 180° gedreht hätte.

Für jeden Fall geht aus diesen Ausführungen hervor, daß hier keine anatomische Zufälligkeit vorliegt, sondern daß die Natur, um die in den Blattquirlen und Wurzeln bestehende Stromanordnung zu erreichen, erst gewisse Strukturumlagerungen vollbringen muß.

II. Kapitel.

Ueber die Bedeutung der Stromanordnung in den Blattquirlen, Wurzeln und Rindenzellen der Characeen.

Ehe wir an einen neuen Erklärungsversuch über die Bedeutung einzelner Stromanordnungen bei den Characeen geben können, müssen wir uns über die Bedeutung des Strömungsvorganges an sich für die Characeen schlüssig zu machen suchen.

Bekanntlich ist DE VRIES (Botan. Zeitung, 1885) auf Grundlage ausgedehnter Untersuchungen zu der Anschauung gekommen, daß Strömung fast überall im Pflanzenreich vorhanden sei und daß „der Transport der organischen Baustoffe in den Pflanzen vorwiegend durch Rotation und Cirkulation des Protoplasmas vermittelt wird". Die Diffusionswirkung allein hielt DE VRIES wegen ihrer großen Langsamkeit für unzureichend. Durch die Arbeiten von FRANK, IDA KELLER und besonders von HAUPTFLEISCH wurde jedoch gezeigt, daß die Plasmaströmung sehr häufig erst durch den Reiz der Präparation hervorgerufen wird. HAUPTFLEISCH kommt zu dem Schlusse (PRINGSHEIM's Jahrb., Bd. XXIV, S. 188): „Die DE VRIES'sche Theorie, daß die Protoplasmaströmungen ein ausgezeichnetes Mittel für den Stofftransport sind, ist nun nach dem Bekanntwerden des Umstandes, daß die Strömungen häufig sekundärer Natur sind und erst nach Herstellung des Präparates entstehen, hinfällig geworden."

Es läßt sich vor allem leicht zeigen, daß Stofftransporte bei den Characeen zwischen entlegenen Punkten überhaupt stattfinden müssen. Das erweist schon die Thatsache, daß die Characeen ein Wurzelsystem besitzen, dem man nicht bloß die Funktion der

Fixierung der Pflanze an einen Standplatz, sondern auch die specifische Wurzelfunktion der Beschaffung gewisser für die Pflanze notwendiger Nährstoffe aus dem Boden zuschreiben muß. A. BRAUN sagt darüber l. c. S. 46 folgendes: „Junge Wurzeln sind mit einem reichlichen, dickflüssigen Plasma erfüllt; die später eintretende Strömung ist von einer Lebhaftigkeit, wie wahrscheinlich in keinem anderen Teil der Pflanze; die Zellmembran ist äußerst zart und verdickt sich auch im Alter nur wenig: sämtlich Eigenschaften, welche anzudeuten scheinen, daß auch die normale physiologische Bestimmung den Wurzeln der Characeen nicht fehlt."

Aber auch die fortwährende Neubildung von Zellen an den Sproßspitzen ist offenbar nur möglich durch fortwährende Neubildung von lebendiger Substanz, und hierzu ist wiederum die stete Zufuhr organischer und anorganischer Baustoffe aus den Ueberschüssen der assimilierenden Zellen notwendig.

Wenn dieser Stofftransport durch Diffusion allein bewerkstelligt werden soll, so müssen wir uns sagen. daß die Bauart einer Nitella hierfür die denkbar ungünstigste ist. Für den Stofftransport von den assimilierenden Teilchen der oft reich verzweigten Nitellastöckchen zu den Wurzeln und umgekehrt ist z. B. für den Weg vom Knoten des untersten Blattquirls zum Wurzelknoten nur der Querschnitt des untersten Stengelinternods zur Verfügung, ja es ist in Hinsicht auf die Undurchlässigkeit der inneren Plasmamembran für viele Stoffe wahrscheinlich, daß die größere Anzahl von Stoffen, wenn nicht alle, nur im ringförmigen Plasmaquerschnitt selbst diffundieren können. Ganz dieselbe Betrachtung gilt auch für die Stoffzufuhr zu den einzelnen Sproßgipfeln, und wir können in der That behaupten, daß, nachdem der Diffusionseffekt in der Zeiteinheit der Größe des diffundierenden Querschnitts proportional ist, bei der enormen Langsamkeit des Stofftransports durch Diffusion diese letztere in der Nitellazelle nur äußerst geringfügige Wirkungen hervorbringen kann. Das ist aber um so auffallender, als die Characeen eines specifischen Leitsystems gänzlich ermangeln. Wir dürfen daher wenigstens für die Characeen die DE VRIES'sche Auffassung von der Bedeutung der Plasmaströmungen als eines vorzüglichen Mittels für Stoffmischung und Stofftransport beibehalten, und auch PFEFFER (Pflanzenphysiologie, 2. Auflage, I. Bd., S. 109) spricht von „Protoplasmaströmungen, durch welche in sichtbarer Weise ein sehr wirksames Fortführen und Mischen stattfindet, das für konkrete

Fälle sogar notwendig sein mag, um einen ausreichenden Stoffaustausch zu erzielen". Wo anders auch als auf dem Gebiet des Stoffwechsels soll der Gewinn zu suchen sein, dem zuliebe die Characeen einen nicht unbeträchtlichen ständigen Energieverbrauch erleiden, wie ihn die Unterhaltung so lebhafter Strömungen unzweifelhaft bedingt? Von letzterem Standpunkt aus erscheint es auch begreiflich, daß Pflanzen, welche ein eigenes Leitsystem besitzen und bei denen vielleicht auch das Verhältnis des der Diffusion zur Verfügung stehenden Querschnitts zu der vermittelst derselben in der Zeiteinheit zu befördernden Stoffmenge — also $\frac{Q}{M}$ — ein günstigeres ist, auf die Strömung verzichten, wenigstens so lange, bis nicht durch Mangel an den einen, durch Ueberladung mit anderen Stoffen der Chemismus bestimmter Zellen so weit alteriert wird, daß es dann zur sichtbaren Plasmabewegung kommt.

Wir wollen uns jetzt der Frage über den physiologischen Wert der Stromanordnung in gewissen Zellgruppen der Characeen zuwenden und zunächst die bei den Blattquirlen zu beobachtende betrachten, welche zu dem 4. und 6. BRAUN'schen Gesetz geführt hat. Die beiden Gesetzen gemeinsame Grunderscheinung besteht darin, daß in allen Zellen eines Quirls der aufsteigende Strom sich auf der Rücken- oder Außenseite, der absteigende auf der Bauch- oder Innenseite derselben sich befindet. Vor allem müssen wir uns sagen, daß ein solches Verhalten in Bezug auf Momente, die in der einzelnen Zelle selbst gelegen sind, absolut unverständlich ist. Für die einzelne Zelle, ohne Rücksichtnahme auf ihre Beziehungen zur Außenwelt muß die Lage der Stromebene und die Richtung der Strömung vollständig gleichgiltig sein, vorausgesetzt nur, daß die Stromebene der Längsachse parallel ist, worauf wir weiter unten zu sprechen kommen.

Von der Notwendigkeit, bei einem Erklärungsversuch dieser Verhältnisse noch ein zweites, außerhalb der betreffenden Zelle gelegenes Moment heranziehen zu müssen, war schon A. BRAUN überzeugt, der Beziehungen zwischen Stromrichtung und gewissen Bildungsvorgängen aufgefunden hatte, und es erscheint zweckmäßig, auf die Ausführungen dieses Autors näher einzugehen. Die hier einschlägigen Thatsachen sind folgende:

I. An dem oberen Knoten eines Stengelinternods entstehen diejenigen Blätter zuerst, die sich auf jener Seite des Stengelinternods befinden, auf welcher der Strom dieses letzteren dem oberen Knoten zuströmt.

II. Ebenso entstehen die Sekundärstrahlen in dem Knoten eines Blattes zuerst auf jener Seite, auf welcher der zuerst beginnende Plasmastrom auf dieselben zuströmt. Es scheint, daß A. BRAUN die Bedeutung der Stromanordnung in den Blattquirlen zum Teil in diesen Entwickelungsvorgängen sieht, wenigstens sagt er (l. c. S. 26): „Aus den dargelegten Verhältnissen ist klar, daß die Richtung der Strömung hier ganz in demselben Verhältnis zu den Entwickelungsvorgängen steht wie im Stengel, also wesentlich demselben Gesetze folgt.“ Er fährt dann fort: „Es läßt sich noch eine andere Betrachtungsweise anstellen, um die im Blatt herrschende Strömungsrichtung in ihrer Bedeutsamkeit aufzufassen etc.“

Auch für die Wurzeln hat A. BRAUN ein ganz gleiches Verhalten gefunden (l. c. S. 47), das wir ebenfalls wie I und II formulieren können, indem wir sagen: III. Die Wurzelbildung ist begünstigt auf jener Seite, auf der der Strom des zugehörigen Stengelinternods den Wurzelzellen zuströmt.

So gefaßt, erscheinen die 3 Fälle auf völlig gleicher Grundlage, während A. BRAUN im III. Falle einen Gegensatz zu den beiden anderen erkennen will, indem er sagt (l. c. S. 48): „Allein die Natur der Pflanze hat hier selbst einen Gegensatz eingeführt, von dem wir nicht absehen dürfen, einen Gegensatz, der sich auch darin ausspricht, daß die Blattbildung auf der Seite des aufsteigenden Stroms gefördert ist, die Wurzelbildung auf der Seite des absteigenden Stroms des Stengels. Wir müssen daher die Stromrichtung der Wurzel entsprechend der nach unten gewendeten Wachstumsrichtung derselben betrachten und behaupten, daß, im Gegensatz des Verhaltens beim Blatt, bei der Wurzel der nach der Spitze derselben führende Strom sich auf der Innenseite, der zum Stengel zurückführende Strom auf der Außenseite befindet. So gefaßt, erscheint uns das Verhältnis bedeutsam. Wie uns die Strömung in den Blättern in naher Beziehung zum aufsteigenden Strom des Stengels erschien, gleichsam als ein stetig vervielfältigter, aus der Peripherie stets wieder zum Centrum zurückkehrender und so von einem Bildungskreis zum anderen aufsteigender Strom, so erscheint uns die Strömung in den Wurzeln im Zusammenhang

mit dem absteigenden Strom gleichsam als eine vielfache Auslenkung desselben. Allein nach unten ist kein Entwickelungscentrum, kein zu neuen Bildungen fortschreitender Vegetationspunkt, daher biegt auch der Strom der Wurzel sich nicht nach innen herein, sondern er wendet sich vielmehr nach außen um, in den allgemeinen Strom der ganzen Entwickelung zurückführend."

Man kann nicht umhin, die Ausführungen des berühmten Autors über die Bedeutung der Stromanordnung in den Blattquirlen und Wurzeln in ihrem größten Teil als unklar und nichtssagend zu bezeichnen. Aber auch von den unter I, II und III aufgeführten Thatsachen selbst läßt sich leicht zeigen, daß sie nicht Zweck der in den Blattquirlen und Wurzeln herrschenden Stromanordnung sein können. Denn fürs erste ist nicht ersichtlich, welchen Vorteil die Characeen davon haben sollten, daß gerade die innen stehenden Sekundärstrahlen an den Blättern sich zuerst entwickeln, besonders da es zahlreiche Arten giebt, bei denen „die Blättchen sämtlich verlängert und ziemlich gleichmäßig entwickelt sind" (A. BRAUN, l. c. S. 29), oder Arten, bei denen „sämtliche Blättchen eine sehr geringe Ausbildung zeigen".

Die Vermutung z. B., daß die an der Innenseite stehenden Sekundärstrahlen vielleicht eine besonders geschützte Lage einnehmen, erweist sich dadurch als unbegründet. Sodann ist es ersichtlich, daß die bei den Characeen herrschende Stromanordnung nicht bereits schon in den untersten Blattinternodien notwendig gewesen wäre, auch wenn wir voraussetzen wollten, daß es bei diesen Pflanzen in Hinsicht auf das unter II aufgeführte thatsächliche Verhältnis darauf abgesehen wäre, gerade die inneren Sekundärstrahlen zuerst zur Entwickelung zu bringen; denn durch A. BRAUN's Untersuchungen ist festgestellt, daß die Strömung in den einzelnen Gliedern eines Blattes sich in der Richtung vom Blattende zum Stengelknoten einstellt. Endlich ließe uns die Vorstellung, daß es der Natur darum zu thun gewesen wäre, den zuerst sich ausbildenden Zellen irgend einen mit der Innenlage verbundenen Vorteil zu verschaffen, vollständig im Stich bei den Hauptstrahlen der Blätter und den Wurzeln, wo für die zuerst sich entwickelnden gar keine derartigen Beziehungen möglich sind.

Die in I, II und III dargestellten Entwickelungsvorgänge haben das miteinander gemeinsam, daß die Zellen, welche zuerst

aus einem ihnen entgegenkommenden Nährstrom schöpfen, am ehesten sich entwickeln, ein Verhalten, das an sich durchaus verständlich ist. Ja, es mag dieses „Nacheinander“ in der Entwickelung der einzelnen Zellen der Pflanze von besonderem Vorteil sein, wenn wir die gewiß zutreffende Annahme machen, daß zwischen der eben durch Teilung entstandenen und der bereits funktionstüchtigen Zelle noch eine Periode inneren Wachstums liegt, innerhalb welcher die zum Ausbau der jungen Zelle notwendigen Stoffe von den bereits specifisch funktionierenden Zellgliedern bestritten werden müssen. Ist nun eine Zelle zuerst funktionsfähig geworden, so kann sie jetzt ihrerseits wieder zum Wachstum des Gesamtorganismus beitragen, während eine gleichzeitige Entwickelung aller Blatt- oder Wurzelzellen eines Knotens offenbar innerhalb dieser Periode weit größere Ansprüche an die Pflanze stellt.

Wir kommen also zu dem Schlusse: Die unter I, II und III erwähnten Entwickelungsvorgänge haben mit der Bedeutsamkeit der Stromanordnung in Quirl und Wurzeln nichts zu thun, und finden ihre Erklärung vielmehr darin, daß ein „Nacheinander“ in der Fertigstellung embryonaler zu funktionsfähigen Zellen für den Haushalt der Pflanze zweckmäßig war, und darin, daß dabei die zuerst aus einem Nährstrom schöpfenden Zellen auch zuerst an die Reihe kommen. Die Stromanordnung in Quirl und Wurzeln muß also durch andere Ursachen bedingt sein.

Halten wir nun weitere Umschau nach Beziehungen der Blattzellen zur Außenwelt, aus denen uns das Gesetz ihrer Stromanordnung verständlich würde, so lassen sich solche sowohl für den ausgewachsenen Quirl, in dem die einzelnen Glieder eine voneinander mehr oder minder isolierte Lage und eine zur Wachstumsrichtung mehr oder minder senkrechte Stellung eingenommen haben, als auch für den jugendlichen Quirl auffinden. Im Jugendzustand ist der Habitus der Blattquirle ein knospenartiger, und die Blätter sind dicht nebeneinander gelagert. In dieser Periode sind nun in der That Unterschiede zwischen Rücken- und Bauchseite gegeben in dem Sinne, daß in der Knospe die Rückenseite in Bezug auf die Belichtung, das notwendige Substrat der Assimilation, die entschieden begünstigte ist. Im eng geschlossenen Quirl kann der auf der Bauchseite befindliche Chlorophyllapparat der Blattzellen fast nur den von der Rückenseite durchgelassenen Lichtrest erhalten. In Hinsicht auf die mehrfach bestätigte That-

sache, daß die Kohlensäurezersetzung proportional zur Intensität des Lichtes steigt, dürfen wir es als sicher annehmen, daß die Assimilationsthätigkeit der Rückenseite dieser Zellen diejenige auf der Bauchseite überwiegt, solange die einzelnen Glieder eines Quirls noch eng aneinander geschmiegt sind.

Wir haben nun weiter oben darauf hingewiesen, daß gewichtige Gründe dafür vorhanden sind, den Wurzeln der Characeen die specifische Wurzelfunktion der Bodenerschließung und Beschaffung von Nährstoffen für die übrigen Teile der Pflanze zuzuerkennen, und dadurch sind wir denn auch gezwungen, einen ständigen Transport von solchen Wurzelstoffen in die Blattzellen hinein anzunehmen. In den Molekeln des Amylums sind nun freilich keine Elementarstoffe enthalten, die erst durch die Wurzelthätigkeit in die Pflanze eingeführt werden müßten, wohl aber in den Amiden und Proteinstoffen. Mancherlei Thatsachen (siehe Näheres hierüber bei PFEFFER, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. 1, S. 402 und 403) sprechen bestimmt dafür, die Bildungswerkstätten für die stickstoffhaltigen Assimilate in die Nähe jener für die stickstofffreien zu verlegen, und das giebt uns wohl das Recht zu sagen: Die Rückenseite des *geschlossenen* Quirls ist auch in Bezug auf die Bildung der Amide und Proteine die bevorzugte. Daraus ergiebt sich nun folgende Beziehung auf die Stromanordnung in den Blattquirlen: *In deren Jugendzustand gelangen dadurch, daß die Strömung auf der Rückenseite der Blattzellen aufsteigend ist, die bei der Assimilation notwendigen Wurzelstoffe auf dem kürzesten Wege an die Hauptstätten ihres Verbrauches.*

Erwägungen gleicher Art lassen sich natürlich auch über die Stromanordnung in den Sekundärstrahlen der Blätter anstellen.

Es ist aber sehr die Frage, ob wirklich diese Beziehung für die Stromanordnung in den Quirlen als die ausschlaggebende anzusehen ist; denn fürs erste ist bei den geringen Größendimensionen der jugendlichen Blattzelle der ersparte Weg ein absolut kleiner, zweitens gelten die obigen Ausführungen nur für einen verhältnismäßig kurzen Lebensabschnitt der Blattzelle, nämlich nur für die Dauer des Knospenzustandes. Sobald dieser verschwindet und die Blätter auseinanderweichen, tritt eine völlige Umkehrung der früheren Verhältnisse ein; denn von da ab wird und bleibt die Bauch- oder Innenseite der Blätter die begünstigte

in Bezug auf Belichtung; sie wird mehr zur oberen, die frühere Außenseite mehr zur unteren Seite des Blattes. Die bei der Assimilation benötigten Wurzelstoffe machen jetzt sogar den längsten Weg an die Hauptstätten ihres Verbrauches, aber dafür werden jetzt die zur Ausfuhr aus der Zelle bestimmten Ueberschüsse der Assimilation auf dem kürzesten Weg von den Hauptstätten ihrer Bildung gegen die Stammachse der Pflanze befördert. Dieses letztere Moment scheint dem Verfasser in der That von großer Bedeutung für die Stromanordnung in den Blattquirlen zu sein.

Es ist beachtenswert, daß eine ganz ähnliche Betrachtungsweise uns Aufklärung in Bezug auf die Stromanordnung in den Wurzeln und Wurzelzweigen zu geben verspricht. Nach dem 12. BRAUN'schen Gesetz besteht das hier herrschende Grundprinzip darin, daß alle Stromebenen so orientiert sind, daß die Ströme nur auf der Innenseite oder Außenseite verlaufen und zwar so, daß alle Ströme der Außenseite von der Wurzelspitze zum Stengel gerichtet sind. Wir wissen nun, daß in jeder Wurzelzelle ein Stoffaustausch nach zwei einander entgegengesetzten Richtungen stattfinden muß: einmal müssen Produkte der Assimilationsthätigkeit des Stammes in die Wurzelzelle hinein gelangen; sodann müssen aber auch die Produkte der Wurzelthätigkeit in den Stamm der Pflanze befördert werden. Es ist klar, daß die Stromrichtung, in der das geschieht, vollkommen belanglos ist, solange wir annehmen, daß die Wurzelzelle im Boden nach allen Seiten dieselben Bedingungen findet, und dieser Schluß ist zwingender Natur. Die Bildung der Wurzeln geschieht nun in der Weise, daß zuerst eine Wurzel, die sogenannte Hauptwurzel, sich in den Boden senkt, um welche herum dann in angenähert konzentrischen Kreisen von immer größerem Durchmesser der Boden durch neu gebildete und sich einsenkende Wurzeln und Wurzelzweige weiter erschlossen wird. Dadurch erscheint die Annahme berechtigt, daß die Außenseite der Wurzeln, wenigstens in der ersten Zeit ihrer Funktion, günstigere Bedingungen findet als die Innenseite, welche Bodenteilchen zugewendet ist, die zum Teil schon von den älteren Wurzeln ausgelaugt worden sind. Wenn dann im Laufe weiterer Wurzelbildung eine solche Zelle nicht mehr an der äußersten Peripherie, sondern mehr nach innen gerückt und allseits von anderen Wurzelzellen umgeben erscheint, dann mag diese Bevor-

zugung der Außenseite verschwinden und die Zelle nach allen Seiten dieselben Bedingungen vorfinden. Sie ist aber dann nur indifferent für die in ihr herrschende Stromrichtung geworden. Nicht so in ihrer ersten Funktionsperiode! Hier werden bei der bestehenden Stromrichtung und Stromebenenlage die Wurzelprodukte von den Hauptstätten ihrer Erzeugung auf dem kürzesten Wege gegen den Stamm geführt, und es ist durchaus wahrscheinlich, daß hierin die Bedeutung der Stromanordnung in den Wurzeln und Wurzelzweigen liegt. A. BRAUN hat auf „eine nicht seltene und sehr auffallende Ausnahme" (l. c. S. 49) aufmerksam gemacht, nämlich auf „die in der sogenannten Hauptwurzel vorkommende Umkehrung des normalen Verhältnisses. Zwei ganz entgegengesetzte Anschließungsweisen des Stromes scheinen hier fast gleich häufig vorzukommen". Es spricht nun nicht zu Ungunsten obiger Anschauung, daß sich diese Ausnahme als eine logische Konsequenz derselben darstellt, da diese Hauptwurzel als die erste nach allen Seiten die gleichen Bedingungen vorfindet und ein einseitig verstärkter Reiz auf dieselbe naturgemäß noch nicht einwirken kann.

Dieses Prinzip des kürzesten Weges, auf das wir auf unserer Suche nach der Bedeutung der in den Blattquirlen und Wurzeln herrschenden Stromanordnung gestoßen sind, scheint nun noch eine dritte Anwendung zuzulassen, nämlich auf die Lage der Stromebene in den (röhrenförmig verlängerten) Rindenzellen der Stengel und Blätter (9. und 10. BRAUN'sches Gesetz). Die hier in Betracht kommende Grunderscheinung läßt sich kurz, wie folgt, darstellen: Die Indifferenzebenen der (röhrenförmig verlängerten) Rindenzellen sind durch die Längsachse der umrindeten Zelle gelegt.

Wären die Rindenzellen durch deutliche, von Chlorophyllkörpern freie Indifferenzstreifen ausgezeichnet, so könnte man sich der Vermutung hingeben, daß diese Lage der Indifferenzebene ein günstiges Moment für die Lichtzufuhr zur umrindeten Zelle in sich berge. Aber diese Mutmaßung wird hinfällig durch die Thatsache, daß ein Indifferenzstreifen gewöhnlich gar nicht vorhanden ist. Ein weiteres Moment ist nun darin gegeben, daß sich bei den berindeten Charen zwischen die berindete Zelle und das umgebende Medium die Rindenzelle dazwischenschiebt. Da nun die Charen mit einem specifisch funktionierenden Wurzelsystem

versehen sind, so können wir mit gutem Grund annehmen, daß die Beschaffung der anorganischen Nährstoffe völlig durch die Wurzeln besorgt wird. Dagegen müssen wir für die Exkrete unbedingt annehmen — besonders bei den Characeen, bei denen der größte Teil der gesamten Zelloberfläche ständig und unmittelbar von dem Wasser des Standortes bespült wird —, daß ihre Ausscheidung einfach durch Diffusion in das umgebende Medium erfolgt, da diese Art der Exkretion hier als die einfachste und natürlichste erscheint. Bei den berindeten Arten müssen nun die Exkretionsstoffe der umrindeten Zelle erst durch die Rindenzellen wandern, bevor sie in das umgebende Wasser gelangen. Wenn nun ein zur Exkretion bestimmtes Partikelchen auf der Innenseite der Rindenzelle eintritt, so hat es höchstens den Weg einer halben Strombreite zurückzulegen, um in den von Wasser umspülten Oberflächenbereich der Rindenzelle zu gelangen, ein Weg, der lang genug wäre, wenn er, wie es den Anschein hat, in diesem Falle nur mit Hilfe der Diffusion zurückgelegt werden könnte. Wir werden aber weiter unten sehen, daß bei der Plasmaströmung stets Faktoren mitwirken, die auch senkrecht zur Stromrichtung eine sehr ausgiebige Stoffmischung bedingen. Denken wir uns aber die in den Rindenzellen bestehende Lage der Stromebene um 90^0 gedreht, so daß also jetzt der Strom auf der Außenseite derselben entweder auf- oder absteigen, auf der Innenseite entweder ab- oder aufsteigen würde, dann müßten auf der Innenseite eintretende Exkretstoffe durchschnittlich mindestens die halbe Zelllänge im Strom mit fortgetragen werden, ehe sie an von freiem Wasser umspülte Zelloberflächen gelangten. Man darf nun die Länge dieses letzteren Weges im Minimum bei der ausgewachsenen Zelle auf das Zehnfache der Länge des ersteren anschlagen, und in vielen Fällen wird er das Zwanzig- und Dreißigfache des Betrages der halben Strombreite überschreiten. Der Schluß, den wir aus diesen Betrachtungen entnehmen, ist naheliegend: Die in den röhrenförmig verlängerten Rindenzellen bestehende Lage der Stromebene ermöglicht eine raschere Ausscheidung der aus der umrindeten Zelle stammenden Exkretionsstoffe, als irgend eine andere, die die Bedingung erfüllt, daß sie durch die Längsachse der Zelle gelegt ist. Erwägungen ähnlicher Art gelten auch für die Ausscheidung der in den Rindenzellen selbst entstehenden Exkretionsstoffe.

Die Berücksichtigung der vielfach konstatierten Thatsache, daß manche Exkretionsstoffe sich nicht bloß als unbrauchbar, sondern geradezu als Gift für das Leben der Zelle, in der sie entstanden, erweisen, läßt uns bei den Rindenzellen dieses Prinzip des kürzesten Weges ganz besonders bedeutungsvoll erscheinen. Nicht in gleicher Deutlichkeit erscheint uns dagegen der Vorteil, den dieses Prinzip für die Blatt- und Wurzelzellen mit sich bringen soll. Die Stromarbeit, die bei der Strömung fortwährend geleistet werden muß, wird angenähert dieselbe bleiben, ob die Wurzel- und Assimilationsprodukte den kürzeren oder weiteren Weg einschlagen, so daß unter den hier obwaltenden Verhältnissen die Ersparung an Energie durch Einschlagen des kürzeren Weges kaum eine nennenswerte Größe darstellen kann.

Dieses Prinzip des kürzesten Weges gewinnt hier jedoch aktuelle Bedeutung für den Haushalt der Pflanze, wenn wir noch eine Annahme zu Hilfe nehmen, welche sichtlich der inneren Wahrscheinlichkeit nicht entbehrt. Wir haben bisher die stillschweigende Voraussetzung gemacht, daß diese Wurzel- und Assimilationsprodukte erst am Ort ihrer physiologischen Bestimmung chemische Umwandlungen erfahren, auf dem Weg dorthin aber vollständig unverändert bleiben. Diese Voraussetzung braucht aber keineswegs zutreffend zu sein, ja wir müssen uns sagen: Es wäre auffallend, wenn sie es wäre. Eine Lösung verschiedener Stoffe umspült lebendes Plasma, von dem wir annehmen müssen, daß es in jedem Augenblick in lebhafter chemischer Umsetzung begriffen ist. Hier werden Affinitäten frei, dort welche gebunden; was eben fest war, das geht im nächsten Augenblick in Lösung über und umgekehrt! Und auch abgesehen von etwaigen Einwirkungen der lebendigen Substanz, die in Lösung befindlichen Stoffe können untereinander selbst chemisch wirksam sein. Wahrlich, die Möglichkeit, daß gewisse auf dem Transport befindliche Stoffe dabei chemische Veränderungen erleiden, die sozusagen nicht im Plane des Stoffwechsels der Zelle gelegen, für den letzteren unnötig oder sogar ungeeignet sind, liegt auf der Hand! Die Hilfsannahme, die wir also hier noch machen müssen, ist die: Der Transport bestimmter Stoffe in der Zelle findet nicht verlustfrei statt; und die Frage nach der Bedeutung der Stromanordnung in Quirl und Wurzeln kann jetzt auch, wie folgt, beantwortet werden: Bei der in den Wurzeln und Quirlen herrschenden Stromanordnung ist der

beim Transport unvermeidliche Verlust für bestimmte Stoffe ein minimaler.

Es erübrigt hier noch, auf einen Widerspruch, der in den obigen Ausführungen enthalten ist, hinzuweisen. Aus gewissen Beziehungen zur Außenwelt sind wir bei der Blattzelle zur Anschauung gelangt, daß in ihr von einem bestimmten Zeitabschnitt ab die Wurzelstoffe auf dem längsten Wege zu den Hauptstätten ihres Verbrauches, die Assimilationsüberschüsse auf dem kürzesten Wege von den Hauptstätten ihrer Erzeugung gegen den Stamm geführt werden. Bei den Wurzelzellen sind wir jedoch zu einer gegensätzlichen Auffassung gekommen: hier erreichen die aus dem assimilatorischen Teil der Pflanze entnommenen Bildungsstoffe die Hauptstätten ihres Verbrauches, wenigstens während der ersten Funktionsperiode auf dem längsten Wege, die Hauptmasse der Wurzelstoffe aber wird auf dem kürzesten Wege gegen den Stamm befördert. Wir können jedoch hier geltend machen, daß im Stoffwechsel einer assimilierenden Zelle und in jenem einer spezifisch funktionierenden Wurzelzelle unzweifelhaft generelle Verschiedenheiten bestehen. Es ist denkbar, daß es für beide Zellgattungen vorteilhaft gewesen wäre, beide Stoffgruppen auf jeweils kürzestem Weg zu befördern; da aber stets beide Stoffgruppen nur in zu einander entgegengesetzter Richtung wandern können — die eine in die Zelle hinein, die andere heraus — so kam eine solche Stromanordnung zustande, daß durch sie in den beiden Zellarten in Bezug auf ihr chemisches Geschehen ein relatives Optimum erzielt wird.

Der Verfasser war bemüht, den oben entwickelten Anschauungen über die Bedeutung der Stromanordnung in Blatt-, Wurzel- und Rindenzelle durch thunlichstes Verharren auf dem Boden der Thatsachen einen möglichst hohen Grad von Wahrscheinlichkeit zu verleihen; aber er war sich auch bewußt, daß unsere Kenntnisse der chemischen Einzelvorgänge des Stoffwechsels noch sehr geringe sind. Sicher ist nur, 1) daß bestimmte Stromanordnungen vollkommen unverständlich wären, wenn die betreffenden Zellen nach allen Seiten gleichförmige Beziehungen zur Außenwelt unterhielten; 2) daß sich in den besprochenen Fällen ungleichförmige Einwirkungen der Außenwelt auch thatsächlich auffinden lassen.

Zum Schlusse dieser Betrachtungen wollen wir auf eine weiter oben angezogene Frage, ob wir uns das Zustandekommen dieser Stromanordnungen bei den Characeen als ererbt oder als veranlaßt durch auch in der Gegenwart noch wirksame Reize vorzustellen haben, mit wenig Worten eingehen. Vom Standpunkt der obigen Anschauungen müssen wir die letztere Möglichkeit offenbar verneinen; denn solange es als Thatsache gelten muß, daß die Stromebenenlage und die Strömungsrichtung in den betreffenden Zellen schon im ersten Moment ihres Beginnes den BRAUN'schen Gesetzen unterworfen sind, ist auch nicht einzusehen, wie die Wirkung eines Reizes zustande kommen könnte, noch bevor dieser Reiz eingewirkt hat.

III. Kapitel.

Ueber die Lage der Stromebene in den langgestreckten Zellen der Characeen. Spiraldrehung.

Schon NÄGELI machte darauf aufmerksam, daß die Rotation meistens in einer der Längsachse der Zelle parallelen Ebene erfolge. VELTEN hat nun daran einige Betrachtungen geknüpft, die ich hier folgen lasse: „Die Rotation, bei der das Protoplasma den längsten Weg in einer Ebene der Wand entlang in der Zelle einschlägt, ist die allgemeinste und weitverbreitetste; ein solcher Verlauf ist Regel, niemals Gesetz" (Flora, 1873, S. 85). Auf die Frage, wodurch es bedingt sei, daß der Rotationsstrom an den längsten Weg gebunden ist, der in einer Ebene liegt, antwortet VELTEN: „Ich behaupte, das Protoplasma sucht sich bei der Rotation den Weg der geringten Schwierigkeiten, den der geringsten Widerstände aus. Dieser Satz ist, physikalisch genommen, an und für sich selbstverständlich, für das organische Leben bedarf er jedoch zu seiner Sicherstellung des Beweises" (l. c. S. 86). Als Beweis führt VELTEN die Beobachtung an, daß der Rotationsstrom von einer durch elektrische Ströme starr gemachten Stelle seitlich abgelenkt wurde. „Es steht somit", fährt VELTEN fort, „durch diese Thatsache außer Zweifel, daß das Protoplasma

sich dahin bewegt, wo es die geringste Reibung, die geringsten Hindernisse zu überwinden hat." Aus VELTEN's Aeußerung: „Das Protoplasma sucht sich bei der Rotation den Weg der geringsten Schwierigkeiten, den der geringsten Widerstände aus" ist zu entnehmen, daß er dem rotierenden Plasma die Eigenschaft einer freien Flüssigkeit zuschreibt; denn nur eine solche kann sich einen Weg aussuchen. Daraus folgt, daß nach VELTEN's Meinung die Strömungsbahn in der Zelle zugleich den Weg des absolut geringsten Widerstandes vorstellen würde, d. h. jenen Weg, den man eine freie Flüssigkeit in der Zelle nehmen lassen müßte, wenn die Aufgabe gestellt wäre, in einer Zelle eine kontinuierliche Flüssigkeitsrotation von bestimmter Geschwindigkeit unter Aufwand eines Minimums von Energie zu unterhalten.

Es läßt sich nun leicht zeigen, daß eine solche Vorstellung für Zellen mit kreisförmigem Querschnitt, wie ihn die Stengel-, Blatt- und Wurzelzellen der Characeen besitzen, im allgemeinen nicht zutreffend ist, ja daß bei diesen, sobald die Höhe des Zellcylinders den Querdurchmesser erheblich an Größe übertrifft, der von der Rotation eingeschlagene Weg sogar derjenige des absolut größten Widerstandes ist, wobei wir vorläufig von der Spiraldrehung absehen und die Indifferenzebene wirklich als Ebene annehmen wollen.

Stellen wir uns einen Hohlcylinder vor und sehen vorläufig von der Reibung der Flüssigkeit an den beiden Grundflächen des Cylinders ab. Lassen wir jetzt einmal eine Flüssigkeit so rotieren, daß die Rotation parallel einer Ebene erfolge, die auf der Längsachse des Cylinders senkrecht steht (Fig. 3, Schema I), und machen wir noch die weitere Annahme, daß die konstant wirkende Beschleunigung von der Innenwand des Hohlcylinders ausgeht, so ist einleuchtend, daß alsbald ein Zustand angestrebt wird, in welchem sämtliche Flüssigkeitsteilchen die gleiche Winkelgeschwindigkeit aufweisen. Die Beschleunigung, die dem äußersten Kreis der Flüssigkeitsmoleküle fortwährend erteilt wird, wird dann von einem gewissen Momente an keine weitere Erhöhung der Winkelgeschwindigkeit herbeiführen können, sondern imstande sein, die zwischen der inneren Wand des Hohlcylinders und der äußeren Molekülschicht des Flüssigkeitscylinders zu bewältigende Reibungsarbeit zu leisten, und es ist klar, daß ein derartig rotierender

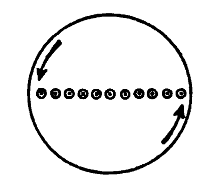


Fig. 3. Schema I.

Flüssigkeitscylinder gar keine innere Reibung zeigt, vorausgesetzt, daß die Beschleunigung an allen Punkten des Cylindermantels und zu allen Zeiten von konstanter Größe ist. Geben wir dabei dem Cylinder eine im Verhältnis zum Durchmesser des Grundrisses große Höhe, so wird das Mehr an Reibung, welche an den beiden abschließenden, relativ kleinen Grundflächen stattfindet, das obige Resultat nicht wesentlich ändern, während das allerdings der Fall ist, wenn der Durchmesser des Grundkreises im Verhältnis zur Höhe des Cylinders sehr groß ist.

Denken wir uns jetzt die Stromebene durch die Achse des Cylinders gelegt, wie es Fig. 3, Schema II, andeutet, und die beschleunigende Kraft, die wir uns an allen Punkten des Hohlcylinders gleich groß und konstant wirkend denken, so angeordnet, daß sie z. B. auf der ganzen linken Hälfte des Cylindermantels nach aufwärts, auf der ganzen rechten Hälfte nach abwärts die Flüssigkeit bewegt, so kommt hier auch eine innere Flüssigkeitsreibung zustande. Der Betrag dieser inneren Reibung ist so groß, als fände die innere Reibung nur links und rechts von der unbewegten in der Indifferenzebene liegenden Flüssigkeitsschicht statt, an der sich der links- resp. rechtsseitige Flüssigkeitsstrom mit der Geschwindigkeit der Wandschicht vorbeibewegt. Nun ist offenbar der zu überwindende Reibungswiderstand — gleiche Reibungskoeffizienten für die Reibung zwischen Flüssigkeit und Cylinderwand und zwischen Flüssigkeit und Flüssigkeit und sonst gleiche Bedingungen für das Strömungsschema I und II vorausgesetzt — proportional der Größe der reibenden Flächen, und das Verhältnis der zu leistenden Arbeit in I und II berechnet sich, wie folgt:

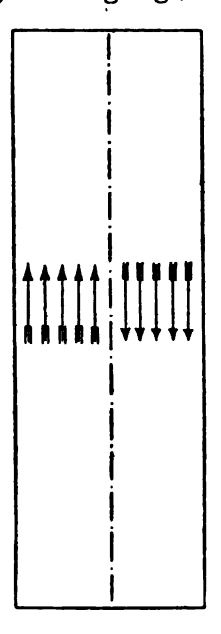


Fig. 3. Schema II.

$$\frac{R_{I}}{R_{II}} = \frac{2\,r\,\pi\,h}{2\,r\,\pi\,h + 4\,r\,h} = \frac{\pi}{\pi + 2} = 0{,}611.$$

Hier bezeichnen h die Höhe und r den Radius des Grundkreises des Zellcylinders, und ist der Einfachheit halber der Ein-

fluß der Flüssigkeitsreibung an den beiden abschließenden Grundkreisen nicht in Rechnung gezogen.

In einem längeren Blattinternod von Nitella z. B., das keine Spiraldrehung aufweist, würde also die Strömung, wenn sie nach Schema I erfolgte, nur 0,611 jener Arbeit erfordern, die sie, indem sie nach Schema II stattfindet, thatsächlich aufzuwenden hat.

Aus diesen Betrachtungen geht hervor, *daß das Plasma keine frei rotierende Flüssigkeit ist, die sich in der Zelle den Weg des absolut geringsten Widerstandes aussuchen kann, sondern daß in der Organisation der langgestreckten Characeenzellen Bedingungen gegeben sind, welche die Rotation geradezu den Weg des absolut größten Widerstandes, welcher freilich stets auch der des relativ geringsten Widerstandes ist, einzuschlagen zwingen.* Sonach ist es erwiesen, daß die Ursache, welche dem Plasmastrom den längsten Weg in der Zelle weist, eine andere als die von VELTEN behauptete sein muß. Vor allem kommt hier in Betracht, daß die Strömung sowohl die Stoffmischung innerhalb der Zelle als auch den Stofftransport zwischen zwei voneinander entlegenen Punkten derselben zu besorgen hat, und zur Erfüllung dieser Aufgabe wäre das Schema I das denkbar ungünstigste. Wenn die Rotation in einem 12 cm langen Stengelinternod z. B. parallel einer zur Längsachse senkrechten Ebene stattfinden würde, so wäre es einem unten in die Zelle eintretenden Stoffe, bei völlig gleichförmiger Winkelgeschwindigkeit an allen Punkten, überhaupt nur durch Diffusion möglich, an das obere Ende der Zelle zu gelangen, d. h. in diesem hypothetischen Falle würde die Strömung einen Stofftransport senkrecht zu ihrer Richtung nicht bewirken können. Dieser Fall ist allerdings in der Pflanze niemals gegeben. Selbst in scheinbar ganz gleichmäßig strömenden Zellen von Nitella ergaben an verschiedenen Stellen ausgeführte Messungen verschiedene Werte, und die Stromgeschwindigkeit einer Zelle kann daher nur durch den Mittelwert einer größeren Anzahl an verschiedenen Orten gemachter Messungen dargestellt werden. Zwei Beispiele mögen die hier bestehenden Verhältnisse erläutern.

I. 4 cm langes Stengelinternod.

(Sämtliche Messungen an verschiedenen Orten.)

1) 315	Micra	in	6,5	Sekunden,	Zimmertemperatur	21°	C
2) 315	„	„	6,4	„	„	21°	„
3) 315	„	„	6,5	„	„	21°	„
4) 315	„	„	6,8	„	„	21°	„
5) 315	„	„	7,2	„	„	21°	„
6) 315	„	„	6,2	„	„	21°	„
7) 315	„	„	7,0	„	„	21°	„
8) 315	„	„	5,8	„	„	21°	„

Größte Differenz 1,4 Sekunden bei einem Mittelwert von 6,55 Sekunden.

II. 12 cm langes Stengelinternod.

(Sämtliche Messungen wurden an verschiedenen Orten gemacht.)

1) 315	Micra	in	8,8	Sekunden,	Zimmertemperatur	19,3°	C
2) 315	„	„	7,2	„	„	19,5°	„
3) 315	„	„	7,0	„	„	19,7°	„
4) 315	„	„	8,5	„	„	19,8°	„
5) 315	„	„	6,5	„	„	19,6°	„
6) 315	„	„	7,5	„	„	19,5°	„
7) 315	„	„	7,2	„	„	19,5°	„
8) 315	„	„	8,5	„	„	19,3°	„
9) 315	„	„	8,8	„	„	19,3°	„
10) 315	„	„	7,9	„	„	19,3°	„
11) 315	„	„	7,6	„	„	19,3°	„
12) 315	„	„	7,5	„	„	19,5°	„

Größte Differenz 2,3 Sekunden bei einem Mittelwert von 7,75 Sekunden.

Es ist leicht einzusehen, daß solche Ungleichförmigkeiten in der Strömungsgeschwindigkeit zu Flüssigkeitsbewegungen senkrecht der Stromrichtung Anlaß geben, und wir müssen hier nachholen, daß hauptsächlich diese Verhältnisse von Wichtigkeit sind für unsere weiter oben ausgesprochene Anschauung über die Bedeutung der Lage der Indifferenzebene bei den Rindenzellen. Hier, wo die Breite des quer zu durchsetzenden Plasmastroms nur Bruchteile eines Millimeters beträgt, der eine erheblich größere Längendimension gegenübersteht, scheinen sehr wohl die Bedingungen gegeben, daß eine auszuscheidende Substanz rascher der Quere nach von der Innenseite an die Außenseite der Rindenzelle gelangen kann, als dadurch, daß sie im Durchschnitt den

Weg einer halben Zelllänge im innenseitigen Plasmastrom zurücklegen müßte. Für langgestreckte Zellen, in denen ein Stofftransport zwischen den oft viele Centimeter voneinander entfernten Enden erfolgen soll, kann selbstverständlich nur eine der Längsachse der Zelle parallele Stromebene in Betracht kommen, gleichgiltig, ob die Strömungswiderstände dabei kleiner oder größer werden. Es läßt sich nun noch eine Erwägung anstellen, aus der hervorgeht, daß das Strömungsschema I für langgestreckte Röhren bei den in den Zellen der Characeen gegebenen Querschnittsdimensionen überhaupt nicht von Bestand sein könnte.

Diese ungleichförmige Geschwindigkeit und vielleicht noch andere, uns unbekannte Ursachen bedingen die schon von früheren Autoren beschriebene Berg- und Thalbildung auf der dem Zellsaftraum zugewendeten Seite des strömenden Plasmas, d. h. Schwankungen oft erheblicher Art in der Tiefendimension des Stromes. Offenbar können die die gleichmäßige Tiefe der Plasmaschicht alterierenden Einflüsse einander aufheben, aber auch gleichsinnig wirken, und dann kann der kumulierte Effekt sicher um so größer sein, je breiter der Plasmastrom ist. Je mehr das letztere der Fall, um so leichter müssen Plasmaberge von solcher Höhe entstehen können, daß es in der Characeenzelle zu einer Vereinigung der beiden durch den Zellsaft getrennten inneren Plasmaschichten mitten durch den Zellsaftraum hindurch kommen müßte, wodurch eine Störung des normalen Verhaltens herbeigeführt würde. Namentlich müßte das der Fall sein in jüngeren Zellen, in denen der rotierende Plasmabeleg bekanntlich weit mächtiger ist, als in den älteren Zellen. Es ist nun von Interesse, daß eine bei den Characeen ganz allgemein verbreitete Eigenschaft, die Spiraldrehung des Indifferenzstreifens, sich mit dem eben erörterten Umstand des Einflusses der Strombreite auf die Sicherung der Strömung in Beziehung bringen läßt. In der That, wenn das Problem zu lösen wäre, eine Stromanordnung zu ersinnen, bei welcher einesteils die Strombreite über eine gewisse Größe nicht hinausgehen, der Umfang des Zellcylinderquerschnitts aber aus Gründen erhöhter Biegungsfestigkeit das Doppelte jener Größe übertreffen soll, müßten wir den Indifferenzstreifen spiralig drehen. Eine cylindrische Zelle mit spiralig gedrehter Indifferenzlinie läßt sich leicht umwandeln in eine cylindrische Zelle mit

geradlinig verlaufenden Indifferenzstreifen, deren Höhe sich zur Höhe der spiralig gedrehten wie cosec α und deren Querschnittsumfang sich zu dem der spiralig gedrehten wie cos α verhält, wenn α den Winkel bezeichnet, den eine an die Indifferenzspirale gelegte Tangente in irgend einem Punkte derselben mit der Längsachse der Zelle macht; dann hat die cylindrische Zelle mit geradliniger

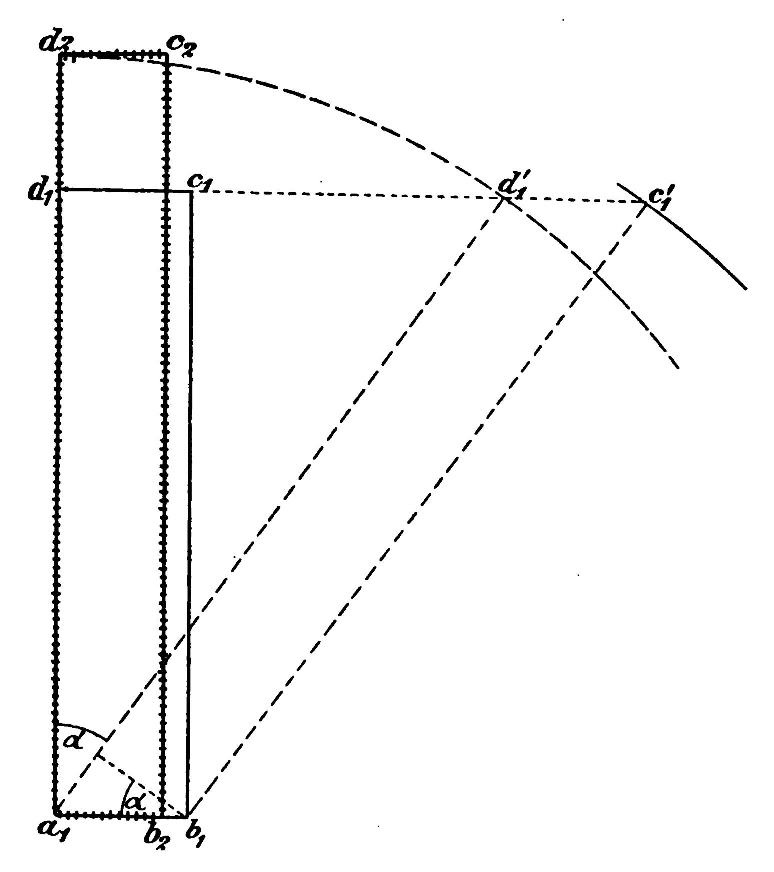


Fig. 4. a_1 b_2 c_2 d_2 stellt die Höhe und Breite des Plasmastroms der aus a_1 b_1 c_1 d_1 umgewandelten Zelle dar; Winkel α bezeichnet die Größe der in a_1 b_1 c_1 d_1 angenommenen Spiraldrehung.

Indifferenzlinie dieselbe Stromlänge und Strombreite wie die spiralig gedrehte, wobei wir auch wieder der Einfachheit halber den Einfluß der beiden abschließenden Grundflächen nicht in

Rechnung ziehen wollen. Aber die erstere ist von größerer Länge und kleinerem Kreisumfang als die letztere, eine Umwandlung, die die erstere in Bezug auf Biegungsfestigkeit als im Nachteil befindlich gegen die letztere erscheinen läßt (Fig. 4). Dazu kommt noch der wichtige Umstand, daß wir in der umgewandelten Zelle zwar Ströme von gleicher Breite wie in der spiralig gedrehten vor uns haben, aber der Abstand der einander gegenüberliegenden ist nun wegen des verringerten Durchmessers der Zelle ein geringerer geworden. Zweifelsohne liegt demnach die Bedeutung der bei den Characeen so allgemein verbreiteten Spiraldrehung des Indifferenzstreifens darin, daß die Zelle durch sie bei gegebener Strombreite einen größeren Querdurchmesser erreicht, was sowohl aus Gründen der Biegungfestigkeit von Vorteil ist, als auch aus Gründen der Sicherung des Strömungsvorganges; denn offenbar wird das bei geradlinig verlaufendem Indifferenzstreifen konstante Verhältnis zwischen Strombreite und Stromabstand $\frac{r\pi}{2r} = \frac{\pi}{2}$ durch die Spiraldrehung in beliebigem Maße verkleinert.

Da nun den obigen Ausführungen zufolge besonders jüngeren Zellen mit ihrer relativ mächtigen strömenden Plasmaschicht die Spiraldrehung von Nutzen sein muß, so dürfen wir es als einen von der Natur gelieferten Beweis unserer Anschauung betrachten, daß der Betrag des oben definierten Winkels α in der That bei den jüngeren und kürzeren Stengelinternodien ausnahmslos um ein Vielfaches größer ist als bei den älteren und längeren. Und wenn wir nun sehen, daß in den Blattinternodien und Wurzelzellen die Pflanze auf diese Spiraldrehung fast ganz verzichtet, so müssen wir daraus den Schluß ziehen, daß nur Gründe schwerwiegender Natur diesen Verzicht herbeigeführt haben werden.

IV. Kapitel.

Der Strömungsvorgang und die rotierenden Chlorophyllkörper bei Nitella syncarpa.

Wir unterscheiden bei den assimilierenden Characeenzellen in der Richtung von außen nach innen folgende Differenzierungen:

1) die Zellhaut;
2) die ruhende, der Zellwand anliegende Plasmaschicht, in welche die Chlorophyllkörper reihenweise eingebettet sind;
3) unter der ruhenden die strömende Plasmaschicht;
4) den das Innere des Zellcylinders ausfüllenden Zellsaft.

Ueber eine fundamentale Anschauungsweise des Vorganges dieser Strömung begegnen wir nun bei den früheren Autoren zwei einander vollständig widersprechenden Ansichten. GÖPPERT und COHN (Botan. Zeitung, 1849, S. 696) schildern denselben bei Nitella flexilis, wie folgt: „Betrachten wir zunächst eine junge Zelle, wie sie sich in den Knospen zeigen. Wir finden hier unter der Chlorophyllschicht einen breiten, etwas dickflüssigen, in sich zurücklaufenden, den Wänden der Zelle dicht anliegenden, mit großer Geschwindigkeit sich im Kreise herumwälzenden Strom, der zu beiden Seiten fast ein Viertel des Lumens einnimmt und nach innen von unregelmäßigen Wellenlinien eingefaßt ist“ . . . „Bei erwachsenen Zellen läßt sich der ganze Verlauf nicht mit einem Male übersehen. Stellt man das Mikroskop so ein, daß man den einen Strom im Focus, die Indifferenzlinien zur Seite und den entgegengesetzten Strom unter sich hat und die Chlorophyllkörnchen noch ziemlich deutlich unterscheiden kann, so sieht man zahllose kleine Körnchen von etwa $^1/_{2000}$—$^1/_{1500}$ W. L. in einer Flüssigkeit mit großer Geschwindigkeit auf- und absteigen, unter ihnen sehr häufig einzelne oder in unregelmäßigen Reihen zusammenhängende Amylumkörnchen, die letzteren sich auch meist um ihre Achse drehend, was offenbar nur von einer etwas verschiedenen Geschwindigkeit in den einzelnen sie umgebenden Strommolekülen herrühren kann.“ Nach diesen Autoren stellt der rotierende Plasmabeleg eine ununterbrochene Schicht vor, die sich lückenlos über die ruhende fortbewegt. NÄGELI (Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik, 1860, II), der an Nitella syncarpa be-

obachtete, glaubt nun, wenigstens für ältere Zellen, dem widersprechen zu müssen. Die hier einschlägigen Stellen der citierten Arbeit sind folgende. „Das strömende Plasma ist anfänglich ziemlich homogen, nachher wird es körnig, und zuletzt werden größere Kugeln in demselben sichtbar. Diese Kugeln sind es namentlich, welche aus der zusammenhängenden Plasmamasse heraustreten und frei in der inneren Zellflüssigkeit schwimmen .... Dagegen dauert das Zerfallen des homogenen Protoplasma in Körner und Kugeln fort, so daß dasselbe zuletzt ganz verschwunden ist, und frei schwimmende Kugeln und Körner an seine Stelle getreten sind. In dem diesem letzten Zustand vorausgehenden Stadium sieht man nicht mehr einen ununterbrochenen Protoplasmastrom, sondern einzelne isolierte, größere und kleinere, auf der Wandung dahingleitende Plasmamassen von verschiedener Gestalt neben jenen frei schwimmenden Körpern" (S. 61). „Ein solcher kontinuierlicher Plasmastrom (wie GÖPPERT und COHN ihn für Nitella flexilis annehmen) ist indes in den älteren Röhrenzellen sicher nicht mehr vorhanden. Wenn man auch der unmittelbaren Beobachtung mißtrauen wollte, da das Protoplasma weicher geworden und innerhalb des grünen Wandbeleges nicht mehr von der Zellflüssigkeit zu unterscheiden sein könnte, so giebt es doch andere Beweise. Die in Protoplasma eingebetteten Körper der jüngeren Zellen bewegen sich mit gleicher Schnelligkeit und drehen sich nicht um ihre Achse. In den älteren Zellen zeigen die Körper ungleiche Geschwindigkeit, wenn sie nicht genau in gleicher Entfernung von der Membran sich befinden; und man beobachtet oft sogar, daß von zwei unmittelbar an der Oberfläche befindlichen Körnern das eine das andere auf eine längere Strecke überholt. Man beobachtet ferner, daß ebenfalls die unmittelbar an der Oberfläche befindlichen Körner sich fortwährend überstürzen. Diese zwei Erscheinungen, die in den jüngeren Zellen nicht vorkommen, zeigen unwiderleglich, daß die Körner nicht mehr in Protoplasma eingebettet sind, sondern in einer wässerigen Flüssigkeit frei schwimmen" (S. 64). Also nach diesem Autor kann die ganze strömende Plasmaschicht durch Zerfallen in Körner und Kugeln verschwinden, so daß in einer solchen strömenden Zelle nur noch 3 Schichten vorhanden sind: Zellhaut, ruhende Plasmaschicht mit Chlorophyllkörpern, und Zellsaft mit den darin suspendierten, aus dem Zerfall der strömenden Plasmaschicht herrührenden Partikeln. Es lassen sich nun vorerst Einwendungen

allgemeiner Art gegen die Wahrscheinlichkeit der NÄGELI'schen Auffassung geltend machen. Wenn man bedenkt, daß die Strömung auf mechanische, thermische, elektrische und chemische Reize mancherlei Art in empfindlicher Weise reagiert, so ist es wunderbar, daß die bedeutende Alteration, die der Stoffwechsel einer solchen Zelle durch den Verlust des größeren Teiles ihrer plasmatischen Substanz und ihrer sämtlichen Kerne erfährt, ohne irgend erkennbaren Einfluß auf einen der vitalsten Vorgänge in der Zelle bleiben kann.

Ferner, wenn wir als Ursache der Strömung irgend einen uns geläufigen Bewegungsmechanismus annehmen dürften, z. B. einen die Innenseite der ruhenden Plasmaschicht überziehenden Wimpersaum, dann wäre es allenfalls noch für das Zustandekommen der Bewegung gleichgiltig, ob lebendes Plasma oder lebloser Zellsaft sich unter der aktiven ruhenden Plasmaschicht befände. Wenn wir uns aber aus gewichtigen Gründen der Ansicht zuwenden, daß die Strömungserscheinung das Produkt einer in letzter Linie chemischen Wechselwirkung zwischen ruhender und bewegter Plasmaschicht ist, dann ist vollends undenkbar, daß der durch den Verlust der strömenden Plasmaschicht neu herbeigeführte Kontakt zwischen ruhender Plasmaschicht und Zellsaft im Effekt identische chemische Prozesse bedingen sollte, wie der zuvor bestandene Kontakt zwischen lebendiger ruhender Plasmaschicht und lebendiger strömender. Endlich ist auch in allen übrigen Zellen des Pflanzenreiches, in denen Rotationsströmung vorkommt, kein analoger Vorgang der vollständigen Auflösung des strömenden Plasmas beobachtet worden, und ebensowenig ist für die von NÄGELI gemachte Annahme, daß ruhendes unbewegtes Protoplasma einer leblosen Flüssigkeit, wie sie der Zellsaft vorstellt, derartige Bewegungsimpulse verleihen sollte, irgend ein Analogon in der gesamten Lebewelt zu finden.

Schon HOFMEISTER (Pflanzenzelle, Leipzig 1867, S. 44) wandte sich gegen die NÄGELI'sche Auffassung: „Bei vorschreitendem Alter und Volumen der Zellen wird die Schicht strömenden Protoplasmas sehr dünn, ihr Lichtbrechungsvermögen dem der Vakuolenflüssigkeit ähnlich, so daß beide in der lebendigen Zelle durch die direkte Beobachtung um so weniger mit Sicherheit unterscheiden werden können, als bei dem bedeutenden Umfang und dem reichen Chlorophyllgehalt älterer Zellen es kann möglich ist, ein deutliches Bild durch Einstellen des Mikroskops auf den Durch-

schnitt der Zelle zu erlangen. NÄGELI ist zu der Ansicht gelangt, „daß das anfangs homogene Protoplasma endlich ganz und gar in Körner und Kugeln zerfalle, so daß dasselbe zuletzt ganz verschwunden sei und frei schwimmende Körner und Kugeln an seine Stelle getreten seien etc.“ . . . „Zellen, welche jenes Bild darboten, zeigten mir in allen Fällen nach mehrtägigem Liegen in absolutem Alkohol und dadurch bewirkter Entfärbung des Chlorophylls eine der Innenfläche der chlorophyllhaltigen Schicht angeschmiegte Lage einer feinkörnigen Substanz, nach innen hin wohl abgegrenzt, von durch Einwirkung durch Alkohol geronnenem Protoplasma nicht zu unterscheiden“ . . . „Eine Cirkulation des Protoplasmas, der in den Zellen der Stängel und Blätter stattfindenden ganz ähnlich, geht auch in den Wurzelhaaren der Characeen vor sich, welche als Sprossungen tafelförmiger Zellen des Stängelknoten zu langgliedrigen Zellreihen sich entwickeln. Diese Wurzelhaare sind chlorophylllos; die Strömung des Protoplasmas ist deshalb mit weit größerer Klarheit in ihnen sichtbar, als in Stängeln und Blättern. Auch in den ältesten Wurzelhaaren ist das kreisende Protoplasma eine zusammenhängende Schicht.“

Aber auch an den ältesten Stengelinternodien kann an geeigneten, von Chlorophyllkörpern freien Stellen, die sich leicht auffinden oder auch künstlich herstellen lassen, durch die direkte Beobachtung die Kontinuität und Lückenlosigkeit der strömenden Plasmaschicht ausnahmslos konstatiert werden. Es giebt vier Merkmale, mit deren Hilfe man bei Nitella syncarpa strömendes Plasma von strömendem Zellsaft sicher unterscheiden kann:

1) Die dem strömenden Plasma eigene feine Granulierung („die Mikrosomen“ mancher Autoren). Die im Zellsaft herumschwimmenden körnigen Zerfallsprodukte erzeugen niemals die gleiche optische Erscheinung, so daß eine Verwechselung mit solchen ausgeschlossen ist. Zugleich fehlt diesen letzteren die Eigenschaft, ihre gegenseitige Entfernung ruckartig zu verändern, ein Bewegungsspiel, das man sehr häufig an den Mikrosomen des strömenden Plasmas wahrnehmen kann, und das seine letzte Ursache in der uns noch unbekannten Mechanik dieser Vorgänge hat. Ferner zeigen die Mikrosomen in der ganzen Dicke der strömenden Plasmaschicht die gleiche Durchschnittsgeschwindigkeit, während die Geschwindigkeit der im Zellsaft schwimmenden Körner mit ihrer Entfernung von der strömenden Plasmaschicht rasch abnimmt.

2) Die aus der ruhenden Chlorophyllschicht stammenden und in den Plasmastrom geratenen Chlorophyllkörper, häufig Drehung zeigend. Von ihnen wird weiter unten der Beweis erbracht werden, daß sie ihre Drehungen nur in dem inneren (für gewöhnlich strömenden) Plasmabeleg ausführen können.

3) Die stark lichtbrechenden Tröpfchen mit vollkommener Kugelform, oft mehrere beisammen, die offenbar als Fetttröpfchen anzusprechen sind, und stets, wie NÄGELI schon beobachtet hat, unmittelbar unter der ruhenden Plasmaschicht, und zwar ebenso im oberen wie im unteren Plasmastrom sich befinden. Ein solches Verhalten ist nur möglich, wenn man sich dieselben in Plasma eingeschlossen denkt, dessen Zähigkeit die Wirkung ihres specifischen Gewichts verhindert. Das Gleiche gilt für die in den Plasmastrom geratenen, aber sich nicht durch Drehung auszeichnenden Chlorophyllkörner.

4) Die Kerne und die wasserhellen blasigen Gebilde, die stets die gleiche Geschwindigkeit besitzen wie die übrigen Einschlüsse des strömenden Plasmas.

Man findet in den einzelnen Zellen in Bezug auf das Vorwiegen einer oder mehrerer dieser Gruppen erhebliche individuelle Unterschiede. Ja selbst in ein und derselben Zelle kommen sie nicht gleichmäßig verteilt im strömenden Plasma zur Erscheinung. Bald passieren größere Trupps von schwimmenden Chlorophyllkörpern das Gesichtsfeld, dann erscheinen wieder Fetttröpfchen in größerer Häufigkeit, auch sieht man stärker granulierte Plasmapartien mit mehr homogenen abwechseln, und bei der 4. Gruppe beobachtete ich in einem Falle, daß die großen Blasen durch mehrere Stunden immer die centrale Mitte einhielten, während sie in den ziemlich breiten Randzonen fast nie zu sehen waren.

Wenn man also an einer durchsichtigen Stelle unter Anwendung von Immersion bei einer beliebigen Zelle die Strömung auf ihren Inhalt an diesen nur dem Plasma eigenen Einschlüssen beobachtet, so überzeugt man sich stets sowohl von dem Vorhandensein einer strömenden Plasmaschicht als auch von deren lückenloser Kontinuität.

Zweimal stieß der Verfasser bei seinen Untersuchungen auf Zellen, bei denen mehrere zackig und unregelmäßig kontourierte, reichlich mit kleinen Fetttröpfchen durchsetzte und offenbar abgestorbene Plasmapartien im Plasmastrom eingebettet waren. Das

strömende, noch lebende Plasma ließ wenig geformte Bestandteile erkennen, aber an einzelnen größeren Fetttröpfchen und schwimmenden Chlorophyllkörpern, die sich in der Nähe solcher abgestorbener Plasmapartien zeigten, die durch ihre reichliche Fetttröpfcheneinlagerung einen starken optischen Eindruck machten, konnte die Gegenwart eines ununterbrochenen strömenden Plasmabeleges konstatiert werden. Oefters auch trifft man auf Zellen, in denen die Strömung innerhalb gewisser Strombreiten aufs äußerste verlangsamt oder selbst ganz sistiert ist, und es ist dem Verfasser wahrscheinlich, daß derartige Bilder von NÄGELI als Uebergangsstadien zu der von ihm angenommenen völligen Auflösung des inneren Plasmabeleges gedeutet werden. Aber wie ist NÄGELI zu dieser letzteren Anschauung gekommen?

Vorerst stellt er die unbewiesene Annahme auf, daß das strömende Plasma mutmaßlich infolge seiner Zähigkeit in allen Punkten die gleiche Geschwindigkeit besitze, und wenn man daher unmittelbar nebeneinander befindliche Körner sich einander überholen sehe, so sei das ein Beweis für das Fehlen von Plasma an solcher Stelle. Wir haben schon weiter oben uns überzeugen können, daß von einer in allen Punkten gleichförmigen Geschwindigkeit innerhalb des strömenden Plasmas nicht die Rede sein kann. Sodann schreibt NÄGELI dem Plasma eine solche Zähigkeit zu, daß die Einschlüsse desselben nicht die Erscheinung eines fortwährenden Sich-überstürzens zeigen könnten. Hiermit können von NÄGELI nur die im Plasmastrom schwimmenden, oft lebhafte Drehung zeigenden Chlorophyllkörner gemeint sein. Ihre Drehungen deutete er offenbar wie GÖPPERT und COHN als durch verschiedene Geschwindigkeiten der umgebenden Flüssigkeiten passiv hervorgerufen.

Seltsamerweise bestätigt VELTEN, obwohl er als erster die „Aktivität“ dieser Drehungen der in den Strom geratenen Chlorophyllkörner erkannt hatte, die NÄGELI'sche Auffassungsweise der Strömung. In „Aktiv oder passiv?“ (Oesterreich. bot. Zeitschrift, 1876) sagt VELTEN S. 83: „Die von COHN und GÖPPERT angeführten zwei Schichten bei erwachsenen Zellen sah ich nur in ganz jungen Zuständen; dort stellte ein solches Bild den Anfangszustand des Zerfallens des ursprünglichen Protoplasmasackes vor. Bei älteren Zellen sieht man aber, wie dies NÄGELI gezeigt hat, niemals zwei verschiedene, ununterbrochene Schichten. Die Deutung NÄGELI's fand ich für Chara foetida vollkommen bestätigt etc.“

An künstlich geschälten oder spontan entrindeten, ca. 6 cm langen Stengelinternodien von Chara foetida sah der Verfasser dieses nun stets einen ununterbrochenen Strom von kleinen, durch ihr stärkeres Lichtbrechungsvermögen und ihre vollkommene Kugelform ausgezeichneten Fetttröpfchen. In einzelnen Zellen sah der Verfasser auch lebhaft sich drehende Chlorophyllkörper in größerer Anzahl, und es ist sicher, daß in Chara foetida das innere strömende Plasma ebensowenig verschwindet wie in Nitella syncarpa, sondern sich auch hier lückenlos und ununterbrochen über das ruhende fortbewegt. Unsere Anschauung über das Verhalten des rotierenden Plasmabeleges ist also folgende:

1) Ein vollständiges Verschwinden des inneren Plasmabeleges unter Fortdauer der Zellsaftströmung ist schon aus allgemeinen Erwägungen physiologischer Natur im höchsten Grade unwahrscheinlich und kommt auch thatsächlich nicht vor.

2) Diskontinuität des inneren Plasmabeleges kann auch in den ältesten Stengelinternodien von Nitella syncarpa und Chara foetida nicht beobachtet werden, solange es nicht durch partielle Starre oder andere Ursachen zu Plasmaballungen gekommen ist, wodurch ein mehr oder minder großer Teil des strömenden Plasmas den physiologischen Kontakt mit der ruhenden Plasmaschicht verloren hat.

Es ist hier der Ort, noch einige Beobachtungen über die Drehbewegungen der in der strömenden Plasmaschicht freischwimmenden Chlorophyllkörper beizufügen. Bei Nitella syncarpa sah ich alle Uebergänge von sich drehenden Chlorophyllkörpern, welche noch genau dieselbe Gestalt und dasselbe Aussehen zeigten, wie die der Wandschicht eingelagerten, bis zu solchen, welche eine plattgedrückte Scheibenform zeigten und häufig fast allen Chlorophyllfarbstoff verloren hatten. VELTEN („Aktiv oder passiv?“) hat schon aus dem Verhalten dieser sich drehenden Chlorophyllkörper im strömenden Plasma den Beweis erbringen können, daß „die Chlorophyllkörner von Charenzellen das Vermögen haben, sich selbständig zu bewegen“. Es glückten dem Verfasser dieses noch zwei Beobachtungen in ruhendem Plasma, die das zur absoluten Gewißheit machen. In einer absterbenden Blattzelle von Nitella syncarpa war schon an mehreren Stellen ein Starrezustand eingetreten und hatte zu Plasmaballungen geführt, die als große Kugeln

unbewegt auf dem Grunde der Zelle lagen. Die Strömung war jedoch noch an einem Teile der Zelloberfläche sichtbar. In einem dieser ruhig liegenden Plasmaballen, in welchen absolut keine Strömung mehr zu sehen war, konnten drei scheibenförmige Chlorophyllkörper durch mehrere Stunden hindurch als in lebhafter Drehbewegung befindlich beobachtet werden mit konstanter Rotationsrichtung, jedoch veränderlicher Rotationsebene. Diese Beobachtung lehrt uns, daß die Drehbewegungen der Chlorophyllkörper nicht nur im völlig unbewegten, sondern ganz außer physiologischen Kontakt mit der äußeren Plasmaschicht geratenen inneren Plasmabeleg vorkommen können. An einer anderen Zelle beobachtete ich an einer Stelle ihres ziemlich breiten Indifferenzstreifens während einer halben Stunde ein Chlorophyllkörperchen, das sich unausgesetzt in gleichem Sinne drehte, ohne dabei seine Stelle zu verlassen. Aehnliches zeigten nicht weit davon mehrere andere, wobei es auch vorkam, daß nach längerem Drehen am selben Ort der Indifferenzstreifen von einzelnen überschritten wurde und sie in den einen oder anderen Strom gerieten.

Die Konstanz der Drehungsrichtung konnte ich auch sonst beobachten und befinde mich hier in Einklang mit VELTEN, der ebenfalls kein Umspringen der Drehungsrichtung beobachten konnte. Bei Nitella syncarpa konnte ich nun öfters mich überzeugen, daß die Rotationsebene der sich drehenden Chlorophyllkörper sich rasch so bedeutend änderte, daß, was kurz zuvor Oberseite des Körnchens war, jetzt zur Unterseite wurde, wodurch der Anschein einer plötzlichen Umkehrung der Drehungsrichtung entstand. Trotz der sehr großen Zahl von Einzelbeobachtungen habe ich jedoch niemals eine thatsächliche Umkehrung der Rotationsrichtung gesehen, und es liegt hier offenbar ein Gesetz vor, das keine Ausnahme erfährt: Jedes sich drehende Chlorophyllkörperchen besitzt für die ganze Dauer seiner Existenz zwar eine veränderliche Rotationsebene, aber eine konstante Rotationsrichtung.

In Bezug auf das Verhalten der einem rotierenden Chlorophyllkörperchen unmittelbar benachbarten Plasmateilchen äußert sich VELTEN („Aktiv oder passiv?“): „Wohl aber ist zu bemerken, daß die Chlorophyllkörner bei ihrer lebhaften Drehung wie ein Ruder im Wasser die Teile aus dem Weg zu treiben suchen“ (S. 85). Es ist selbstverständlich, daß das bei allen rotierenden Körpern von solcher Gestalt der Fall sein muß, daß die auf der Rotationsachse

senkrechten Durchschnittsebenen nicht samt und sonders Kreise, die ihren Mittelpunkt auf der Rotationsachse haben, als Durchschnittsfiguren erzeugen. Es war aber gerade wünschenswert, bei den scheibenförmigen Chlorophyllkörpern von Nitella syncarpa, bei denen ein Verdrängen des umgebenden Mediums eintritt, die Wirkung der Rotation auf die umgebenden Plasmateile zu beobachten. Hier überzeugt man sich nun von dem gänzlichen Fehlen passiver Mitbewegungen der benachbarten Plasmaschichten als auch eventueller entgegengesetzt gerichteter Reaktionsbewegungen des Plasmas. Denn die nächst befindlichen Granula zeigen nicht die geringste derartige Reaktion, höchstens daß eine größere Unebenheit eines rotierenden Chlorophyllkörperchens eine Ausweichbewegung verursacht, im übrigen verhalten sich die Mikrosomen genau so, als ob das betreffende Chlorophyllkorn ohne alle Drehung neben ihnen daherschwimmen würde. Das ist immerhin ein merkwürdiges Verhalten. Stellen wir uns vor, wir befänden uns in einem halbkugelförmigen Boote. Wollen wir, daß dasselbe sich im Kreise dreht, so müssen wir den Ruderschlag auf der linken Seite in entgegengesetzter Richtung bethätigen als auf der rechten. Dann haben wir als Erfolg 1) die gewünschte Kreisbewegung; 2) eine gleichsinnig mit der Kreisbewegung des Bootes erfolgende Kreisbewegung der der Bootswand zunächst befindlichen Wasserschichten, verursacht durch die Adhäsion des Wassers und durch die Flüssigkeitsreibung; 3) eine Bewegung des vor den Ruderschaufeln befindlichen Wassers, parallel und entgegengesetzt gerichtet den zunächst auf den Ruderstift wirkenden Bewegungsantrieben, die die Rotation des Bootes bedingen. Bei den Chlorophyllkörpern sehen wir aber nur die Drehbewegung des betreffenden Kornes selbst, von den beiden anderen Flüssigkeitsbewegungen ist nichts zu bemerken.

Aus dem Vorstehenden ergiebt sich, daß die Rotation des inneren Plasmabelegs und die Drehung der Chlorophyllkörper analoge Vorgänge sind, oder mit anderen Worten, daß die beiden Bewegungen kongruente Kraftanordnungen zur Ursache haben. Fürs erste sehen wir die innere Plasmaschicht, in ihrer ganzen Tiefe mit annähernd gleicher Geschwindigkeit strömend, in derselben Weise in Bezug auf die ruhende sich bewegen, wie die Chlorophyllkörper in Bezug auf die innere Plasmaschicht, also ohne irgend welche Erscheinungen, die uns auf den Bewegungs-

mechanismus zu schließen erlaubten. Zweitens ist die einmal eingeschlagene Richtung der Strömung in der Characeenzelle unabänderlich, und ebenso konstant ist die einmal eingeschlagene Drehungsrichtung eines schwimmenden Chlorophyllkörperchens, d. h. ein solches, stets von derselben Seite betrachtet, dreht sich stets in gleichem Sinne. Der dritte Beweis für unsere Anschauung liegt darin, daß durch alle Quantitäten und Qualitäten von Reizen, auf welche, wie wir weiter unten sehen werden, die Strömung des inneren Plasmabeleges mit Stillstand reagiert, auch die Drehung der rotierenden Chlorophyllkörper sistiert wird. Schon VELTEN sah die Drehbewegungen der Chlorophyllkörper auf sistierende Reize aufhören (Aktiv oder passiv? l. c.), widerrief aber diese richtige Auffassung zum größten Teil in einer späteren Abhandlung (Wiener Sitz.-Berichte der Akad., mathem.-naturw. Klasse, Bd. 73, S. 351), wo er von „einer gewissen Unabhängigkeit beiderlei Erscheinungen voneinander“ spricht.

Die merkwürdige Thatsache aktiv sich drehender Chlorophyllkörper, die nur den Characeen eigentümlich zu sein scheint, in Verbindung mit der Erkenntnis, daß ihr Bewegungsmechanismus ein völlig kongruenter sein muß mit dem der Rotationsströmung des inneren Plasmabelegs zu Grunde liegenden, führt uns noch zu folgenden Betrachtungen.

Vor allem ist ein prinzipieller Unterschied gegeben zwischen jenen Pflanzenzellen, bei denen ebenfalls Chlorophyllkörper vom Rotationsstrom mitgeführt werden, jedoch ohne daß hier eine „aktive“ Drehbewegung vorhanden ist, und den Zellen der Characeen. Bei den ersteren können je nach der Stärke jener Einwirkung, die zeitweilig die Rotationsströmung in jenen Zellen (Elodea, Vallisneria) hervorruft, nicht bloß einzelne Chlorophyllkörper, sondern der gesamte Chlorophyllapparat von der Strömung mitgeführt werden, indem der die Rotation bedingende Bewegungsmechanismus im Plasma mehr und mehr von innen nach außen rückt, bei den Zellen der Characeen ist der Bewegungsmechanismus unverrückbar an eine ganz bestimmte Plasmaschicht gebunden und, in der Richtung von innen nach außen betrachtet, stets vor der dauernd in Ruhe verharrenden Chlorophyllkörnerschicht befindlich. Die bei den Characeen im Strom schwimmenden Chloro-

phyllkörper stammen nun stets aus der ruhenden Schicht, aus der sie durch Einwirkungen verschiedener Art, wie z. B. durch Hyperplasie, Insolation, Bildung warzenförmiger Verdickungen der Zellhaut, mechanischen Insult etc., in das strömende Plasma verdrängt werden. Aber dazu ist ihr Durchtreten durch die Schicht, in der sich der Bewegungsmechanismus differenziert hat, unbedingt notwendig. Und nun stellt sich von selbst die Möglichkeit ein, daß sie dabei mit einem Teil dieser Schicht in physiologischem Kontakte bleiben, einen Teil derselben mit hinübernehmen in das strömende Plasma. Nehmen wir einmal an, ein solches Chlorophyllkorn sei mit einem Teil der vor ihm liegenden Bewegungsschicht in das strömende Plasma geraten, und dieses besitze in allen seinen homologen Teilen die Eigenschaft, sobald es in Kontakt mit dieser aus dem ruhenden Plasma stammenden Schicht gerät, bewegende Kräfte hervorzurufen. Dann verstehen wir es sehr wohl, daß jetzt das an Masse bei weitem geringere Chlorophyllkorn das allein Bewegte ist, während das strömende Plasma in Bezug auf ersteres nun in relativer Ruhe verharrt. Dagegen stoßen wir auf Schwierigkeiten, wenn wir die Art der Bewegung ins Auge fassen. Es ist nämlich nicht einzusehen, warum es hier zu reinen Drehbewegungen kommt, so daß die Oberfläche eines solchen Chlorophyllkörperchens oft lange Zeit mit ein und derselben Schicht des inneren Plasmabeleges in Kontakt bleibt, wie wenn es sich in einer geschlossenen Kapsel drehen würde. Bei den der Kugel- oder Scheibenform nahekommenden Körnern mag sich hiefür in Rücksicht auf die Zähigkeit des Plasmas aus dem Prinzip des kleinsten Widerstandes noch eine Erklärung finden lassen. Man sieht im Strom aber auch langgestreckte Gebilde, welche meist aus zwei, seltener aus drei durch Teilung entstandenen, aber noch nicht völlig getrennten Chlorophyllkörpern bestehen. Der Verfasser hat sich nun überzeugt, — und es ist das ein für die hier zu behandelnde Frage wichtiges Gesetz, — daß die Drehung dieser langgestreckten Gebilde stets in einer durch ihre Längsachse gelegten Ebene erfolgt und zwar so, daß der Punkt, um welchen diese Drehung erfolgt, keine Eigengeschwindigkeit erkennen läßt. Es giebt keine Bewegungsart, die einen größeren Flüssigkeitswiderstand zu überwinden hätte als diese. Diese langgestreckten Gebilde befanden sich nun offenbar früher in der

ruhenden Plasmaschicht in einer Lage, daß ihre Längsachse mit der Richtung des Stromes parallel war. Versehen wir nun ein derartiges Gebilde von relativ großer Länge und relativ geringer Breite und Höhe auf seiner ehemaligen Innenseite mit der Bewegung erzeugenden Schicht, so kann daraus keine ausschließliche Drehbewegung hervorgehen, so wenig als ein Raddampfer, der nur mit einem Schaufelrad arbeitet, sich am Platz drehen wird. Das Schiff wird sich drehen, aber die Umdrehungsachse wird dabei selbst eine kreisähnliche Bahn beschreiben. Eine Drehung am Platz, wobei die Umdrehungsachse in Bezug auf die Wasserfläche unbewegt bleibt, und wie wir sie den langgestreckten Gebilden im Plasma zuschreiben müssen, wird das Schiff erst machen, wenn wir das andere Schaufelrad mit gleicher Kraft, aber in entgegengesetzter Richtung arbeiten lassen, und ebenso müssen wir bei den sich drehenden Chlorophyllkörpern verfahren. Eingehendere Erörterungen hierüber beabsichtigt der Verfasser in einer demnächst erscheinenden Abhandlung über das Protoplasma zu veröffentlichen. Hier sei nur noch auf ein Moment hingewiesen: Selbst wenn man zweierlei Bewegungsmechanismen annehmen wollte, einen, der nur dem ruhenden Plasma zukommt, und einen den Chlorophyllkörpern eigentümlichen, der die Drehung derselben im strömenden Plasma bedingt, so ist es, wie aus dem Vorstehenden ersichtlich, bei einem noch in der ruhenden Plasmaschicht sich befindenden Chlorophyllkörper möglich, sich dessen Bewegungsmechanismus gleichsinnig und parallel wirkend mit dem der ruhenden Plasmaschicht angehörenden zu denken. Das ist aber die notwendige Voraussetzung für jeden Versuch, die beiden Bewegungsmechanismen zur völligen Koincidenz zu bringen.

Es sei noch betont, daß die Vorstellung der vollkommenen Identität der Ursache beider Bewegungen, der Strömung des Plasmas und der Drehbewegungen der schwimmenden Chlorophyllkörper, uns der Schwierigkeit enthebt, den letzteren einen eigenen Bewegungsmechanismus zusprechen zu müssen, der sie außer alle Analogie mit den Chlorophyllkörpern des übrigen Pflanzenreiches bringen würde; denn die von JÜRGENSEN (Studien des physiologischen Instituts zu Breslau, Leipzig 1861) in der Vallisneriazelle beobachteten Drehbewegungen von Chlorophyllkörnern können nicht hierher gerechnet werden, weil diese nur stattfinden, wenn sie nicht an der Strömung teilnehmen, ferner unter Umständen der gesamte Chlorophyllapparat anstatt zu

strömen sich um eine Achse drehen kann, um gegebenen Falls diese Drehung wieder zu sistieren und dafür die Strömung wieder aufzunehmen. Diese Erscheinungen sind offenbar so zu deuten, daß es in der Vallisneriazelle zu mehr minder ausgedehnten Störungen der Plasmaströmung kommen kann derart, daß eine Plasmapartie anstatt zu strömen auf dem Platz rotiert und dabei in ihr enthaltene Chlorophyllkörner ebenso passiv mitführt, wie sie es beim Strömungsvorgang thut.

Wenn man ferner bedenkt, daß sich kein Vorteil irgend welcher Art namhaft machen läßt, den die Characeenzelle aus diesen Drehbewegungen solcher schwimmenden Chlorophyllkörper ziehen soll, und daß in der Anzahl derselben von einigen wenigen bis zu vielen Hunderten die größten Schwankungen bei den einzelnen Zellen gefunden werden, dann muß man sich der Ansicht zuneigen, daß es sich hier um Zufälligkeiten handelt, nicht um eine für das Leben der Pflanze wichtige organische Einrichtung, und von diesem Gesichtspunkt aus erscheint die Ausrüstung der Chlorophyllkörper der Characeen mit einem eigenen Bewegungsapparat ebenfalls unbegreiflich und widersinnig. Wir können uns daher mit Recht der eben entwickelten Anschauung anschließen und sagen:

I. Der Bewegungsmechanismus der sich drehenden Chlorophyllkörper ist dem Bewegungsmechanismus der Strömung entnommen.

II. Stellt man sich die Gestalt eines Chlorophyllkorns beispielsweise als ein rechtwinkliges Parallelepiped vor, dann erfolgt die Drehbewegung desselben einmal um eine Achse, die auf den beiden Flächen senkrecht steht, welche bei der ehemaligen fixen Lage des Chlorophyllkorns im ruhenden Plasma dessen Seitenflächen bildeten, sodann entgegengesetzt jener Richtung, in der die Plasmaströmung während der fixierten Lage unter demselben durchgegangen war.

In manchen Zellen sieht man nun in besonderer Häufigkeit eine Erscheinung, die auf den ersten Blick dieser Auffassung zu widersprechen scheint. Der Chlorophyllapparat einzelner Zellen zeigt oft bedeutende Unterschiede in der Form und Größe der der ruhenden Plasmaschicht eingelagerten Körner. In den einen (Fig. 5, No. 1) erscheinen sie als kleine, ellipsoide, voneinander

vollständig getrennte Gebilde, in selteneren Fällen besitzen sie jedoch durchgängig weit größere Dimensionen (Fig. 5, No. 2), sind von langgestreckter aber sonst unregelmäßiger Gestalt und zeigen sich von chlorophyllfreien Linien und Ebenen durchzogen, ein Beweis, daß diese großen Chlorophyllkörper als ein Konglomeret mehrerer kleinerer anzusehen sind, die sich aus irgend einem Grunde nach der Teilung nicht vollständig voneinander getrennt haben. Ist es jetzt nun zufälligerweise in einer derartigen Zelle zu einem reichlichen Ausstoß von solchen Chlorophyllkörpern in das strömende Plasma gekommen, so sieht man fürs erste hie und da ein offenbar erst vor kurzer Zeit in den Strom geratenes Gebilde von gleichem Aussehen wie die in der ruhenden Plasmaschicht eingebetteten; besitzt es eine ausgesprochene Längsachse, so rotiert es in einer durch dieselbe gelegten Ebene; ferner bemerkt man zahlreiche, sich lebhaft drehende, wie aus 2—10 scheibenförmigen, kleinen Chlorophyllkörnern zusammengesetzte Gebilde, die selbst wieder Scheibenform besitzen und sich um eine auf der Scheibe senkrechte Achse drehen. Da man nun annehmen muß, daß ein solches, wie es 2a im Fig. 5 darstellt, durch Einwirkung der bei der Drehung geweckten Centrifugalkraft und des Bewegungswiderstandes aus einem Gebilde hervorgegangen ist, wie es z. B. 2 in der Fig. 5 andeutet, so erhellt aus der großen Formverschiedenheit des Anfangs- und des Endstadiums jedenfalls, daß die Centrifugalkraft und der Bewegungswiderstand erheblich umformenden Einfluß auf die Chlorophyllkörper ausüben können. Man sieht aber auch Formen wie 3 und 3a in Fig. 5, und es ist klar, daß die Umformung von 3 in 3a am einfachsten wäre unter der Annahme, daß das Chlorophyllkörperchen 3 sich nach seinem Hineingeraten in den Strom um eine auf seiner ehemaligen Außenfläche senkrechte Achse drehen würde.

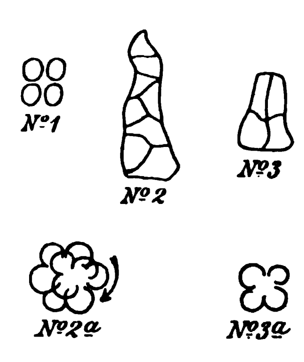


Fig. 5.

Diese Annahme würde jedoch gegen das oben ausgesprochene Gesetz verstoßen, und wollen wir diese Erscheinung mit demselben in Einklang bringen, so müssen wir uns vorstellen, daß

die Centrifugalkraft und der Bewegungswiderstand die ursprüngliche Ebene, in der sich die Teilstücke des Chlorophyllkörperchens befanden, um 90° um die Längsachse des letzteren gedreht haben. In Hinsicht auf die großen Umlagerungen, die die einzelnen Teilstücke des in No. 2 abgebildeten Chlorophyllkörpers bei dessen Umwandlung in die Form 2a unter allen Umständen erfahren müssen, und in Rücksicht darauf, daß wir den Bewegungsmechanismus nicht im Chlorophyllkörper selbst, sondern in der ihm anhaftenden Plasmaschicht zu suchen haben, hat diese Vorstellung keine Schwierigkeit.

Zum Schlusse dieses Kapitels sei noch eine Beobachtung erwähnt, die der Verfasser öfters an absterbenden Zellen zu machen Gelegenheit hatte. Der Strom zerlegt sich in solchen Fällen für das Auge an einzelnen Stellen auf kürzere oder längere Wegstrecken hin in zwei oder mehrere Stromstreifen verschiedener Geschwindigkeit, die oft haarscharf ohne alle Uebergänge nebeneinander dahinfließen. Dabei sucht man vergeblich nach der Erscheinung, welche die Reibung in freien Flüssigkeiten erzeugt nämlich daß der schnellere Strom auch in das Gebiet des langsameren eindringt und sich verbreitert, freilich auf Kosten seiner eigenen Geschwindigkeit. Im Gegenteil diese Ströme verschiedener Geschwindigkeit beeinflussen sich gegenseitig in keiner Weise und fließen nebeneinander hin, als ob sie durch unsichtbare Scheidewände voneinander getrennt wären. Da wir im Vorausgehenden schon öfters von einer gewissen Zähigkeit des Plasmas, die naturgemäß einen großen Reibungskoëffizienten im Gefolge hat, gesprochen, so ist das offenbar ein Verhalten, das der Auffassung des strömenden Plasmas als einer flüssigen Emulsion ebenfalls Schwierigkeiten bereitet, während wir bei der Besprechung der Einwirkung der Temperatur wieder auf Erscheinungen stoßen werden, die vom Standpunkte der Flüssigkeitstheorie am leichtesten verständlich wären.

V. Kapitel.

Der mechanische Reiz.

In diesem und den folgenden Kapiteln werden verschiedene „Reize“ besprochen werden, die alle auf die Strömung der Nitellazelle den Erfolg einer ruckartig eintretenden und alsbald vorübergehenden Sistierung derselben bedingen, ein Vorgang, der einer auf irgend eine Art erzeugten Muskelzuckung analog zu setzen ist, wie besonders aus späteren Ausführungen erhellt. Die einzelnen Zellen zeigen nun eine außerordentlich große Verschiedenheit in ihrem Verhalten gegenüber solchen Reizen: Latenzzeiten wechseln zwischen Bruchteilen einer Sekunde und mehr als 10 Sekunden, der Strömungsstillstand dauert in einzelnen Fällen nur außerordentlich kurze Zeit, so daß er den Anschein bloß einer ruckartig eintretenden, hochgradigen Verlangsamung der Strömung erwecken kann, in anderen Fällen steht die Strömung mauerfest durch viele Sekunden; und endlich begegnet dem Beobachter eine enorme Verschiedenheit in Bezug auf die Empfänglichkeit der Zellen für die einzelnen Reizarten.

So giebt es Zellen, die schon auf den leisesten Stoß, der ihre Oberfläche trifft, mit Stillstand der Strömung reagieren, und wiederum andere, in denen man durch Stöße solcher Kraft, daß sie eben noch ohne Zerreißung der Zelle ertragen werden, keine Stromsistierung hervorrufen kann.

Bezüglich der hier und in den folgenden Kapiteln einschlägigen Litteratur verweise ich auf W. ENGELMANN's Abhandlung über „Die Protoplasmabewegung“, HERMANN's Handbuch der Physiologie, Bd. 1, Teil 1, allwo auch eine zusammenfassende Besprechung der bisher bekannten Thatsachen zu finden ist.

Die Thatsache, daß in den Characeenzellen die Strömung durch plötzlichen Druck zu vorübergehendem Stillstand gebracht werden kann, ist schon lange bekannt.

Bei Wiederholung dieser Versuche, wobei auf das eine Ende der Zelle ein kleines Deckgläschen aufgelegt und auf dieses vermittelst einer Präpariernadel oder Pincette ein Druck ausgeübt wurde, konnte sich der Verfasser überzeugen, daß nicht bloß ein rasch ausgeübter Druck, sondern auch die rasch erfolgende Auf-

hebung eines dauernd auf einen Teil der Zelle lastenden Druckes Stillstand der Strömung in der ganzen Zelle bewirken kann. Wurde die Druckschwankung jedoch thunlichst allmählich in Scene gesetzt, so blieb dieser Reizerfolg in der Regel aus. Es ist nun von Interesse, darüber klar zu werden, welcher Art die dabei stattfindende Reizeinwirkung sei.

Einer Beobachtung PFEFFER's (Pflanzenphysiologie, I. Auflage, Teil 2, S. 390) zufolge ist es bei den Staubfädenhaaren von Hyoscyamus und Datura nicht möglich, durch heftige, durch Aufschlagen des Objektträgers erzielte Erschütterungen die Protoplasmabewegung zum Stillstand zu bringen. Auch bei den Zellen von Nitella syncarpa kann man sich durch den gleichen Versuch vergewissern, daß dadurch ein Stillstand der Strömung nicht herbeigeführt wird, während ein hernach auf die Zellen mechanisch ausgeübter Druck die Strömung sofort sistiert. Daraus entnehmen wir, daß durch mechanische Erschütterungen, wenigstens innerhalb der Grenzen der Versuchsmethode, eine Einwirkung auf die molekularen Vorgänge in der lebendigen Substanz nach der Richtung hin, daß dadurch Stillstand der Strömung erzielt würde, nicht stattfindet.

Auch um einen Berührungsreiz kann es sich beim mechanischen Reiz nicht handeln; denn man kann Zellen, die man hernach auf mechanischen Stoß oft in äußerst empfindlicher Weise reagieren sieht, mit einem weichen Pinsel beliebig abpinseln, ohne dadurch die Rotation irgendwie zu beeinflussen, sofern man nur dabei jeden stoßartig wirkenden Druck vermieden hat. Es wäre nun möglich gewesen, daß die durch rasch ausgeübten Druck bedingte, rasch entstehende und rasch verschwindende Druckschwankung im Innern der Zelle den Stillstand hervorgerufen hätte. Um das zu entscheiden, wurden Zellen in ein flachgezogenes und gänzlich mit Wasser gefülltes Glasrohr gebracht, das mit einem starken, genügend langen und mit Quecksilber gefüllten Gummischlauch verbunden war, der rasch gehoben oder gesenkt werden konnte. Im flachgezogenen Glasrohr konnten die Zellen leicht unterm Mikroskop beobachtet werden, und es ergab sich, daß thunlichst rasch ausgeführte Druckschwankungen im Betrag bis zu 2 Atmosphären keine wahrnehmbare Wirkung auf die Strömung zur Folge hatten. Wurden diese Zellen hernach an einer beliebigen Stelle mit einem Bruchstück eines Deckgläschens bedeckt und auf dasselbe ein sanfter Stoß ausgeführt, so stand

die Strömung still. Es bleibt also noch übrig, die Reizwirkung fürs erste auf die bei Ausübung eines Stoßes direkt unter der betreffenden Stelle bewirkte rasche Deformation des Querschnitts durch Ueberführung aus dem kreisförmigen in einen ellipsoiden und umgekehrt zurückzuführen; sodann auf Erregung von Wellen, die durch rasche Druckschwankungen hervorgerufen werden und bei ihrem Fortschreiten in einem elastischen Zellrohr eine rasch vorübergehende Vergrößerung des Umfangs eines Querschnitts, also eine Pulswelle erzeugen. Daß die Zellwand solcher elastischer Aenderungen des Querschnittsumfangs fähig ist, darf man daraus schließen, daß derselbe durch den normalen Turgor in den Nitellazellen um etwa 6,5 Proz. im Mittel vergrößert ist. Die Methode der Messung war folgende: Eine Zelle A besaß an einer bestimmten Stelle der Zellhaut eine durch ihre Form auffallende kleine Warze. Der äußere Querdurchmesser der Zelle in Wasser betrug unmittelbar vor der Warze 357 μ. Nun wurde die Zelle durchschnitten und ausgestreift, ein Deckglas auf die leere Zellhaut fest aufgedrückt und der Querdurchmesser der plattgedrückten Zellhaut an der gleichen Stelle bestimmt zu 518,7 μ. Daraus berechnet sich der Umfang das eine Mal auf 1121,55 μ, das andere Mal auf 1037,4 μ, d. h. je 108 μ Querumfang hatten sich bei dieser Zelle nach Wegfall des Turgors auf 100 reduziert. Es ist also möglich, daß der mechanische Reiz Strömungsstillstand bewirkt durch eine rasch entstehende Vergrößerung des normalen Abstandes bestimmter, einander benachbarter Teilchen des Plasmas.

Aus späteren Ausführungen ergiebt sich nun, daß es Reize giebt, die nur an einer bestimmten Stelle der Zelle einwirken und dort die Strömung sistieren, daß aber dieser Strömungsstillstand durch Reizleitung alsbald sich über die ganze Zelle fortpflanzt. *Der wellenartig sich ausbreitende mechanische Reiz, der durch die ganze Zelllänge nach beiden Richtungen hin mit großer Geschwindigkeit fortschreitet, trägt jedoch die Bedingung in sich, das Zellplasma in allen Punkten direkt zu erregen, so daß hier ein allgemeiner Strömungsstillstand auch zustande kommen könnte, wenn eine plasmatische Reizleitung in der Characeenzelle nicht stattfinden würde.* Wir werden weiter unten sehen, daß die letztere in manchen Zellen nur innerhalb ein und derselben Zelle statthat, so daß z. B. ein

in einer Zelle durch elektrische Reizung erzeugter Strömungsstillstand bei diesen nicht auf eine benachbarte, mit der ersten noch in natürlichem Zusammenhang befindliche übergeht. Für den mechanischen Reiz aber braucht die abschließende, elastische Querwand einer Zelle kein unüberwindliches Hindernis zu sein, und in der That gelingt es bei solchen Zellen regelmäßig, die Strömung in den angrenzenden Nachbarzellen zu sistieren, wenn man auf eine in natürlichem Zusammenhang mit jenen befindliche Zelle einen raschen Druck ausübt, was vorher bei Anwendung eines Kälte- oder elektrischen Reizes nicht gelungen war. Ein Beispiel sei hier angeführt. Fig. 6 stellt drei in natürlichen Zusammenhang befindliche jüngere Stengelinternodien, die auf elektrischen Maximalreiz nur in der jeweils direkt gereizten Zelle Stillstand zeigten, mit den dazu gehörigen Quirlen schematisch dar. Versuch I: Zelle *I* wurde mechanisch gedrückt — Strömungsstillstand in Zelle *II* und Quirl *1* und *2*. Versuch II: Zelle *II* wurde heftig gedrückt und dabei abgedrückt — in Zelle *III* wird dadurch kein Stillstand erzielt, obwohl Zelle *III* auf sehr leisen direkt sie treffenden Stoß mit Strömungsstillstand reagierte. Dabei zeigte Zelle *III* eine auffallend große Latenzzeit zwischen Reizeinwirkung und Reizerfolg: einmal — die Zelle war 3 cm lang — ganz nahe an der Reizstelle 4,5 Sekunden; ein zweites Mal — Reizart und Beobachtungsstelle möglichst voneinander entfernt — 3,5 Sekunden. Die Regel bei mechanischen Reizversuchen ist aber eine weniger als eine Sekunde betragende Latenzzeit. In Anbetracht der großen Geschwindigkeit, mit der Flüssigkeitswellen in einem elastischen Rohr fortschreiten, drängt uns das gelegentliche Vorkommen großer Latenzzeiten zu dem Schlusse, daß die mechanische Reizwirkung nicht in dem letzten Endglied des die Strömung bedingenden Bewegungsmechanismus stattfindet, sondern in einem von dem Endglied durch eine gewisse Anzahl von Zwischengliedern getrennten Gliede. Je nach dem physiologischen Zustand der Zelle wird dann dieser Weg von den im Plasma sich abspielenden Reizvorgängen mit verschiedener Schnelligkeit zurückgelegt. Auch nach einer anderen Richtung ist das oben angeführte Versuchsbeispiel bemerkenswert, als es

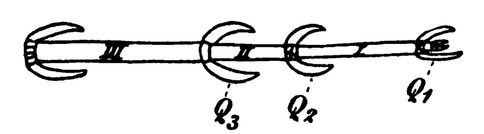


Fig. 6. Q_1 Q_2 Q_3 stellen die Quirle dar.

gleichzeitig zeigt, daß mitunter Bedingungen obwalten, die das Uebertreten einer Flüssigkeitswelle aus der einen Zelle durch den Knoten hindurch in die andere erschweren. Die Regel ist es jedoch, daß die Strömung in den Nachbarzellen durch rasches mechanisches Drücken der einen zum vorübergehenden Stillstand gebracht werden kann. Diese Vermittlung eines Reizes auf physikalischem Wege ist ein der Reizleitung bei Mimosa pudica analoger Vorgang; sie ist zugleich ein Beweis dafür, daß die durch eine Flüssigkeitswelle erzeugte plötzliche Vergrößerung des Abstandes bestimmter einander benachbarter Plasmateilchen sicher ein die Strömung sistierender Reiz ist, während die noch übrige Möglichkeit, ob vielleicht auch eine rasch erfolgende Deformation eines Kreisquerschnitts in eine andere Querschnittsfigur von gleichem Umfang als Stillstand erzeugender Reiz wirkt, durch solche Versuche weder zu beweisen noch zu widerlegen ist; in Anbetracht der Plasticität des Plasmas muß sie jedoch als äußerst unwahrscheinlich gelten.

VI. Kapitel.

Thermische Einwirkungen auf die Strömung.

In Bezug auf die stromsistierende Wirkung größerer Temperaturschwankungen liegen für die Characeen mehrere einander widersprechende Angaben vor. Während DUTROCHET bei schroffem Temperaturwechsel (25° C) sowohl nach aufwärts als nach abwärts die Strömung in Chara flexilis nach ca. 4 Minuten stillstehen sah, und HOFMEISTER das Gleiche bei Nitella flexilis beobachtete, als er eine Zelle von 18,5° C auf 5° C abgekühlt hatte, kommt VELTEN (Flora, 1876: Die Einwirkung der Temperatur auf die Plasmabewegung) zu durchaus negativen Resultaten. Aus seinen Versuchen ergab sich, „daß Temperaturschwankungen innerhalb der Grenzwerte [Wärme- und Kältestarre] weder eine Sistierung noch eine Verlangsamung hervorrufen . . . ., sondern daß durch eine solche jeweils sofort die der betreffenden Temperatur zukommende Geschwindigkeit erreicht wird . . . . Die Temperatur-

schwankung für sich hat gar keinen Einfluß." Es muß bemerkt werden, daß VELTEN seinen Ausspruch, soweit dieser die Characeen betrifft, allerdings nur auf den Befund an einer einzigen älteren Charazelle gegründet hat. Immerhin erschien es angezeigt, diese Verhältnisse bei Nitella syncarpa nochmals zu untersuchen. Die Versuchsanordnung war so eingerichtet, daß zwei flachgezogene Glasröhren von dünnem Glas nebeneinander auf das Mikroskop gebracht waren, so daß diese zwar zusammen verschoben, gegeneinander aber nicht bewegt werden konnten. Die beiden Flachröhren waren durch Gummischläuche mit höher stehenden Wassergefäßen verbunden, so daß in jedem Rohr ein ständiger Wasserstrom von bestimmter Temperatur unterhalten, eventuell durch rasches Vertauschen der beiden Gummischläuche ein rascher Temperaturwechsel in den Glasröhren erzeugt werden konnte.

Hat man fürs erste eine Zelle ganz auf eine der beiden Flachröhren gebracht, durch welche z. B. Wasser von 30° C strömt, und beträufelt man das eine Zellende, das durch Vaselin von dem auf dem übrigen Teil der Zelle befindlichen Wasser getrennt ist, mit nur 5° C warmem Wasser, so kommt ausnahmslos ein sofortiger Strömungsstillstand in der ganzen Zelle zustande, der nach einer Anzahl von Sekunden der wieder beginnenden Strömung weicht. Es ist dabei nur darauf zu achten, daß die Ausführung des Versuches eine möglichst rasche und tiefgehende Abkühlung sichert. Strömt nun jetzt durch das Flachrohr, auf dem sich die Zelle in toto befindet, 5° C warmes Wasser, und bringen wir jetzt, bei sonst gleicher Versuchsanordnung wie vordem, auf das durch Vaselin isolierte Zellende 30° C warmes Wasser, so beobachtet man in der Regel wiederum Strömungsstillstand in der ganzen Zelle, jedoch erst nach auffallend langer Latenzzeit, nämlich 10—30 Sekunden. Auch hier sieht man alsbald wiederum Strömung eintreten. Dieser scheinbar durch eine nach aufwärts gehende Temperaturschwankung hervorgerufene Stillstand bleibt jedoch aus, wenn man den Versuch in anderer Form anstellt. Legen wir nämlich die Zelle quer über die beiden Flachrohre, durch welche beide jetzt Wasser von 5° C strömt, und warten, bis die Strömung wieder gut sichtbar geworden. Bringen wir nun einen der beiden Schläuche aus dem Gefäß mit Wasser von 5° C in ein solches mit Wasser von 30° C, so sehen wir die Strömung in der auf dem Warmrohr befindlichen Zellhälfte sofort, ohne eine Spur

von vorausgehendem Stillstand oder Verlangsamung rascher werden und alsbald die ihr bei 30° C zukommende Geschwindigkeit erreichen. Auf der auf dem Kaltrohr befindlichen Zellhälfte wird dadurch irgend eine merkliche Aenderung der zuvor bestandenen Strömungsgeschwindigkeit nicht erzielt, wenn wir von einer offenkundig durch Wärmeleitung hervorgerufenen geringen Beschleunigung absehen wollen. Macht man diesen Versuch mit Umkehrung der Temperaturen, so daß zuerst in beiden Flachrohren 30° C warmes Wasser, sodann in dem einen 5° C warmes Wasser fließt, so tritt stets Stillstand in der ganzen Zelle auf, ein Beleg dafür, daß der Apparat eine genügend rasche Aenderung der Temperatur der Zelle bewirkt. Es ist daraus leicht ersichtlich, welche Deutung wir dem bei der ersten Versuchsanordnung durch rasches Erwärmen erhaltenen Resultat zu geben haben: das auf das Kaltrohr geträufelte warme Wasser erwärmt zuerst die Zelle und beschleunigt die Strömung; alsbald jedoch folgt eine rasche Abkühlung bis auf 5° C, und diese rasche Abkühlung erst bewirkt jetzt den Strömungsstillstand. Die oben bemerkte lange Latenzdauer wird dadurch ebenfalls verständlich. Aus einer größeren Anzahl solcher Versuche ergab sich das übereinstimmende Resultat: bei Nitella syncarpa ist rasche Abkühlung von 30° C auf 5° C ein die Strömung vorübergehend sistierender Reiz, gleichgiltig, ob diese Abkühlung nur einen Teil oder die ganze Zelle trifft; eine rasche Erwärmung von 5° C auf 30° C und auch eine solche von 3° C auf 36° C jedoch niemals, und der von der Erwärmung betroffene Teil des strömenden Plasmas nimmt unverzüglich die dem betreffenden höheren Temperaturgrade entsprechende Geschwindigkeit an. Es sei hier gleich bemerkt, daß es zur Hervorrufung eines Kältestillstandes durchaus nicht notwendig ist, gerade die oben gewählten Temperaturen einzuhalten. So erhielt der Verfasser auch Kältestillstand in einer über beide Flachrohre quergelegten Zelle, als zuvor durch beide Flachrohre Wasser von 37° C bezw. 20° C strömte, und nun rasch der eine Gummischlauch in ein Gefäß mit 20° C bezw. 4° C warmem Wasser versenkt wurde. Nach dem absoluten Minimum der erregenden „Kälte"-Schwankung hat der Verfasser nicht gesucht.

Es schien auch die Frage von Interesse, ob vielleicht eine in dem einen Zellende rasch herbeigeführte Wärmestarre in dem

anderen kälteren Ende Stillstand erzeugte. Dazu wurden die Zellen wieder quer über die beiden Flachrohre gelegt, durch welche beide zuerst 20° C warmes Wasser strömte. Dann wurde der eine Gummischlauch rasch in ein Gefäß mit 43° C warmem Wasser getaucht, wodurch schon nach 20—50 Sekunden in der betreffenden Zellhälfte Wärmestarre erzeugt wurde. Aber in der anderen, auf dem 20° C warmen Flachrohr gelagerten Zellhälfte wurde die Strömung zweifelsohne durch Wärmeleitung sogar etwas lebhafter. *Bei der raschen Erzeugung partieller Wärmestarre wird also ein die Strömung im übrigen Zellteil sistierender Reiz nicht ausgelöst.* *

Es sei hier noch eines verschiedenen Verhaltens in Bezug auf die Wiederherstellung der Strömung gedacht. In jenen Versuchen, in denen die quer über beide Flachrohre gelegten Zellen durch Verbringen eines der beiden Heber in ein anderes Gefäß mit kaltem Wasser zum Stillstand ihrer Strömung gebracht wurden, erholte sich die letztere über dem Warmrohr alsbald in wenigen Minuten zur früheren Lebhaftigkeit; in dem über dem Kaltrohr befindlichen Zellteil erreicht dagegen die Strömung das Maximum der bei der betreffenden Temperatur möglichen Stromgeschwindigkeit erst nach längerer Zeit, nach 25 und 30 Minuten.

Wir haben schon weiter oben gesehen, daß, wenn wir eine Zelle an verschiedenen Stellen einer verschiedenen Temperatur aussetzen, die Strömungsgeschwindigkeit in den einzelnen Strecken angenähert der betreffenden Temperatur entspricht. Daraus müssen wir schließen, daß es in solchen Fällen zu einem Gleichgewichtszustande kommen kann, indem in den einzelnen Strecken die Dicke der strömenden Plasmaschicht umgekehrt proportional der innerhalb dieser Strecke herrschenden Strömungsgeschwindigkeit ist. In der That überzeugt man sich, daß, wenn man Zellen in der einen Hälfte z. B. auf 4° C, in der anderen auf 16° C dauernd erhält, wobei die Strömungsgeschwindigkeit über dem Warmrohr oft erheblich mehr als das Doppelte von der überm Kaltrohr beträgt, ein solcher Versuch, auch wenn er 2 Stunden andauert, den Zellen keinen nachweisbaren Schaden bringt, vor allem keine Plasmaballungen bedingt. Das ist nur verständlich, wenn wir die oben erwähnte Annahme machen, daß über dem Kaltrohr die Dicke der strömenden Schicht entsprechend größer war, so daß während des größten Teils der Versuchsdauer die Bedingungsgleichung annähernd erfüllt war:

$$Q_1 v_1 = Q_2 v_2,$$

wobei Q_1 und Q_2 die Querschnittsflächen der strömenden Plasmaschicht, v_1 und v_2 die dazu gehörigen Geschwindigkeiten bezeichnen. Lassen wir jedoch durch das eine Glasrohr Wasser von 3—5° C, durch das andere solches von 35—37° C strömen, so führen diese Temperaturdifferenzen in quer über beide Flachrohre gelegten Zellen in der Regel schon nach 30—40 Minuten zu hochgradigen Plasmaansammlungen, die an einzelnen Stellen das ganze Lumen der Zelle wie ein solider Pfropf ausfüllen. In solchen Zellen sieht man jetzt auch jene Erscheinung, die NÄGELI als Regel für die älteren Internodien angegeben hatte, nämlich der größte Teil der ruhenden Plasmaschicht ist von strömendem Plasma entblößt. Nur hier und da sieht man noch Reste der strömenden Schicht über die ruhende sich hinbewegen. Das Verhalten der im Zellsaft schwimmenden sichtbaren Partikel zeigt aber zur Evidenz, daß von einem zwischen ruhender Plasmaschicht und Zellsaft wirksamen Bewegungsmechanismus nicht die Rede sein kann.

Die Eigenschaft des strömenden Plasmas, sich zwar nicht so bedeutenden, aber immerhin erheblichen Unterschieden der Strömungsgeschwindigkeit ohne Schaden accommodieren zu können, spricht von einem gewissen Grad von Plasticität und würde uns am leichtesten verständlich erscheinen, wenn wir dem strömenden Plasma den Charakter einer flüssigen Emulsion zusprechen könnten.

Zum Schluß dieses Kapitels sei noch besonders darauf hingewiesen, daß der in der ganzen Zelle durch einen nur partiell einwirkenden Kältereiz hervorgerufene Strömungsstillstand uns das Vorhandensein einer plasmatischen Reizleitung innerhalb der Nitellazelle beweist, wozu der mechanische Reiz, wie wir gesehen haben, nicht geeignet war. Auch das sei noch erwähnt, daß dieser durch plasmatische Reizleitung erzielte Stillstand sich gleichzeitig auch auf eben sich drehende Chlorophyllkörper erstreckt, ebenso wie der durch mechanischen Reiz erzeugte.

VII. Kapitel.

Aenderung des Wassergehalts der plasmatischen Substanz als Stillstandsreiz.

Die Thatsache, daß rasche positive oder negative Konzentrationsänderungen des Wassergehaltes von Charenzellen Strömungsstillstand hervorrufen können, war schon von DUTROCHET und HOFMEISTER gefunden. Wenn man Nitellazellen aus Wasser in 5-proz. Rohrzuckerlösung bringt, so sieht man sehr häufig nach einer Latenz von mehreren Sekunden einen ruckartigen Stillstand der Strömung in der ganzen Zelle eintreten, der sehr bald wieder der Strömung weicht. Eine Anzahl von Zellen giebt jedoch diese Reaktion nicht. Ein weiterer Unterschied in dem Verhalten der verschiedenen Zellen besteht darin, daß einzelne diese Reaktion mehrmals hintereinander zeigen, die meisten jedoch nur ein- oder zweimal, und dann erst nach vielstündiger Erholung oder überhaupt nicht mehr. Für eine große Seltenheit mußte es auch in meinen Versuchen gelten, wenn eine solche Zelle, nachdem sie ihren ersten Stillstand in der 5-proz. Rohrzuckerlösung gezeigt hat, und die Strömung wieder eingetreten war, ihre Zurückverbringung ins Wasser wiederum mit einem allgemeinen und bald vorübergehenden Stillstand beantwortete. Eine Zelle, welche auf ihre Verbringung aus Wasser in 5-proz. Rohrzuckerlösung nicht mit Stillstand reagierte, that das auch niemals bei ihrer Zurückverbringung in Wasser. Wenn wir eine Zelle aus Wasser in 5-proz. Rohrzuckerlösung bringen oder umgekehrt, so ändert sich hierbei mit einer gewissen Raschheit der Wassergehalt der plasmatischen Substanz und dieses Moment ist von den Forschern denn auch als das reizerregende angenommen worden. Diese Aenderung wird aber dadurch erreicht, daß für eine kurze Zeit ein lebhafter Wasserstrom zwischen Medium und Zellsaft durch das Protoplasma der Zelle hindurch stattfindet, und es wäre sehr wohl denkbar, daß dadurch eine plötzliche, reizerregende Störung im normalen chemischen Geschehen der Zelle verursacht würde, besonders wenn wir uns die lebendige Substanz umgeben von einer wäßrigen Lösung eines Stoffgemenges vorstellen, mit welchem dieselbe in lebhafter chemischer Wechselwirkung steht. In dem nächst-

folgenden Kapitel werden wir nun auf Erscheinungen stoßen, die sich wahrscheinlich so deuten lassen, aber gleichzeitig auch erkennen, daß die hier besprochenen Reizwirkungen nicht durch den Vorgang der Durchströmung des Protoplasmas, sondern ausschließlich durch rasch erfolgende Aenderung des Wassergehaltes bedingt sind.

Eine genauere Einsicht über das Zustandekommen dieser „Konzentrationsreize" können wir zunächst durch folgende Versuchsanordnung gewinnen: Zellen werden in beistehender Reihenfolge in Rohrzuckerlösung verschiedener Konzentration gebracht:

a) Brunnenwasser,
b) 1-proz. Rohrzuckerbrunnenwasserlösung,
c) 1,5-proz. „
d) 2,25-proz. „
e) 3,375-proz. „
f) 5,06-proz. „
g) Brunnenwasser,
h) 5,06-proz. Rohrzuckerbrunnenwasserlösung.

Der Prozentgehalt der Rohrzuckerlösungen war hierbei so gewählt, daß immer drei aufeinanderfolgende in stetiger Proportion zu einander standen, z. B. 2,25 : 3,375 : 5,06. Damit war auch die Bedingung erfüllt, daß die Konzentrationsänderung (3,375—2,25) zur Konzentrationsänderung (5,06—3,375) sich verhielt wie 3,375 : 5,06.

Lag es also in der inneren Struktur der Zelle, daß das Minimum der reizauslösenden Konzentrationsänderung der jeweils bestehenden Verminderung des Wassergehaltes des Plasmas proportional anwuchs, daß also $\frac{3{,}375-2{,}25}{3{,}375} = \frac{5{,}06-3{,}375}{5{,}06}$, so mußte zum Beispiel eine Uebertragung der Zelle aus 3,375-proz. Rohrzuckerlösung in eine 5,06-proz. ebenfalls unwirksam sein, wenn sie es aus 2,25-proz. in eine 3,375-proz. gewesen ist.

Das ist nun nicht der Fall. Von 8 auf diese Weise untersuchten Zellen waren nur bei 4 die Uebertragungen a—f wirkungslos, bei 4 dagegen die Uebertragung von e in f von einem nach 10—40 Sekunden eintretenden und bald vorübergehenden Stillstand begleitet. Es kommt also bei dem Zustandekommen dieser „Konzentrationsreize" auf eine bestimmte, absolute Größe einer rasch eintretenden Aenderung des Wassergehaltes an, die wahrscheinlich,

wie gewisse Beobachtungen dem Verfasser gelehrt haben, in einem geringen Grad von den vorausgegangenen Uebertragungen beeinflußt wird, aber für jeden Fall nicht in dem oben angedeuteten Sinne. Dementsprechend gelingt es leicht, Zellen in sonst reizerregende Konzentrationsunterschiede „einzuschleichen" dadurch, daß man sie stufenweise in 1-, 2-, 3-, 4-, 5-proz. Rohrzuckerbrunnenwasserlösung und wieder den gleichen Weg zurück in Brunnenwasser verbringt. 2 Zellen, die Tags vorher und Tags darauf sehr empfindlich auf größere Konzentrationsänderungen mit Stillstand reagierten, thaten dies an dem dazwischenliegenden Tage nicht mehr, nachdem sie zuvor zweimal in den obigen Konzentrationsunterschied ein- und ausgeschlichen worden waren. Das deutet auf einen die Erregbarkeit herabsetzenden Einfluß dieses Verfahrens. Aendert man nun den Versuch in der Art ab, daß man Zellen auf besagte Weise in eine 5-proz. Rohrzuckerlösung einschleicht und dann aus der 5-proz. Rohrzuckerlösung sofort in Wasser zurückbringt, so begegnet man jetzt sehr oft einem plötzlichen Stillstand der Strömung. Auch bei Anwendung der proportionalen Lösungen ist diese Erscheinung sehr oft zu beobachten. Von den obengenannten 8 Zellen zeigten jene 4, bei denen die Uebertragung aus e in f von einem Stillstand gefolgt war, auch einen solchen bei ihrer Uebertragung aus f in g, und zwei andere Zellen, bei denen die Uebertragungen a—f wirkungslos waren, erfuhren bei ihrem Verbringen aus f in g vorübergehende Sistierung der Strömung. Die beiden übrigen Zellen erwiesen sich jedoch auch für starke Konzentrationsänderung (Brunnenwasser, 5-proz. Rohrzuckerlösung, Brunnenwasser) an mehreren Tagen hintereinander vollkommen unempfindlich.

Dieses Verhalten steht nun in einem gewissen Widerspruch mit dem weiter oben vermerkten, nach welchem Zellen, die aus Brunnenwasser sofort in 5-proz. Rohrzuckerbrunnenwasserlösung verbracht, mit Stillstand reagierten, nur äußerst selten bei ihrer Zurückverbringung in Brunnenwasser die gleiche Reaktion boten; aber es erklärt sich offenbar dadurch, daß es für das Zustandekommen des durch rasche Vermehrung des Wassergehaltes des Plasmas erzielten Stillstandreizes günstig ist, wenn die vorausgegangene Verminderung so stufenweise erreicht wurde, daß es dabei zur Auslösung entweder gar keines oder nur eines minimalen Reizes kam. Ueber die Versuchsmethode selbst sei folgendes erwähnt: Auf einem ziemlich breiten Objektträger, der in den großen be-

weglichen Kreuztisch von C. ZEISS eingefügt war, waren durch 5 parallele Vaselinstreifen 6 Felder voneinander isoliert und auf die einzelnen Felder die entsprechenden Lösungen gebracht; an den beiden Enden der Zellen selbst (kürzere Stengelinternodien) wurden alle lebenden Zellen thunlichst abgeschnitten, beiderseits jedoch ein längeres Stück der Zellhaut der abgeschnittenen Internodien belassen und nur an diesen leblosen Stümpfen die Zelle beim Transport aus einer Flüssigkeit in die andere gefaßt.

Auch diese Strömungsstillstände können wie die durch Kältereiz erzeugten durch partielle Einwirkung hervorgerufen werden, wenn man z. B. nur die eine Hälfte der Zelle mit Rohrzuckerlösung beträufelt, während die andere in Wasser sich befindet, und auch bei ihnen überzeugt man sich, daß sie von einer gleichzeitigen Sistierung der Drehbewegung im Strom schwimmender Chlorophyllkörper begleitet sind, gleichgiltig ob man über der Wasser- oder der Zuckerseite der Zelle den Stillstand beobachtet. Die Zeitintervalle vom Beginn der Konzentrationsänderung bis zum Reizerfolg sind hier meist noch größer, nämlich 20—60 Sekunden. Es ist einleuchtend, daß die bei all diesen Versuchen relativ große Latenzdauer nicht als eine solche im engeren Sinne aufzufassen ist, nämlich als die Zeitgröße zwischen Reizeinwirkung und Reizerfolg, da die Reizerregung hier keine momentane wie beim elektrischen und mechanischen Reiz sein kann, sondern selbst erst nach geraumer Zeit zustande kommt.

VIII. Kapitel.

Reizwirkungen eines konstanten Konzentrationsunterschiedes an den beiden Enden einer Nitella-Zelle.

Von besonderem Interesse sind die hier zu besprechenden Reizwirkungen, die dadurch hervorgerufen werden, daß man an den beiden Enden einer Zelle einen ständigen Konzentrationsunterschied erhält. Man erreicht dies einfach dadurch, daß man eine Zelle quer über einen Vaselinstreifen legt, der den Objektträger in eine rechte und eine linke Hälfte teilt, durch sanftes

Aufdrücken eines Deckglases die Zelle in das Vaselin versenkt, so daß sie an der betreffenden Stelle dicht von Vaselin umschlossen ist, und nun auf die eine Seite Wasser, auf die andere eine 5- bis 6-proz. Rohrzuckerlösung bringt. Es sei hier bemerkt, daß es für das Versuchsergebnis gleichgiltig ist, ob man zu den beiden Flüssigkeiten reines, von oligodynamischen Wirkungen freies, destilliertes Wasser oder Brunnenwasser verwendet.

Als erster Stillstand kann nun der durch partiell einwirkenden Konzentrationsreiz hervorgerufene eintreten. Man trifft aber häufig genug Zellen, die für diesen Reiz innerhalb der Grenzen des Versuches sich unempfindlich erweisen und wir wollen das Verhalten einer solchen Zelle verfolgen, bei der eine etwaige Vermengung derartiger, im vorigen Kapitel behandelter Reizwirkungen mit den jetzt zu beschreibenden vermieden ist. Die Strömung in einer derartig montierten Zelle schafft nun in der einen Stromrichtung fortwährend Zellsaft und plasmatische Substanz aus dem in der Zuckerlösung liegenden Teil in den im Wasser befindlichen hinüber und umgekehrt wird auch fortwährend in der entgegengesetzten Stromrichtung Zellsaft und plasmatische Substanz aus der Wasserhälfte in die Zuckerhälfte geschafft; da aber der aus der Wasserhälfte kommende Zellsaft und die ebenfalls aus ihr strömende plasmatische Substanz im Zuckerteil eine Reduktion ihres Wassergehaltes, dagegen der aus dem Zuckerteil kommende Zellsaft und die ebenfalls aus ihr strömende plasmatische Substanz im Wasserteil eine Erhöhung ihres Wassergehaltes erfahren, so sind die Bedingungen für einen kontinuierlichen Wasserein- und Ausstrom gegeben. Gleichzeitig tritt noch ein anderer Zustand in der Zelle neu auf, auf den wir näher einzugehen haben. In genügend langen Zellen wird zu beiden Seiten des Vaselinstreifens nur innerhalb einer gewissen Strecke der Wasserein- und Ausstrom vor sich gehen, von einer bestimmten Grenze ab aber wird das osmotische Gleichgewicht endgiltig hergestellt sein, wie es Fig. 7 andeutet.

Die die beiden Flüssigkeiten trennende Scheidewand sei eine Ebene, die auf der Ebene der Zeichnung senkrecht steht, und ihre Durchschnittslinie bilde die Ordinaten — Achse y. Der Einfachheit halber können wir uns die beiden Zellsaftströme bis nahe an die Enden voneinander getrennt vorstellen durch die ebenfalls auf der Ebene der Zeichnung senkrechte Indifferenzebene mit ihrer mit der Abscissen-Achse zusammenfallenden Durchschnittslinie x,

ohne daß dadurch die Richtigkeit unserer Schlußfolgerungen leidet. In der Figur befindet sich der aus dem in Wasser liegenden Zellteil kommende Plasma- und Zellsaftstrom oberhalb, der aus dem Zuckerbereich fließende unterhalb der Abscissenachse und es ist ersichtlich, daß innerhalb der Wasserein- und Ausstromsstrecken die aufeinanderfolgenden plasmatischen Querschnitte c_0, c_1, c_2 etc. Unterschiede im Wassergehalt besitzen. Stellen wir die Größe dieser Unterschiede durch Ordinaten dar und verbinden ihre End-

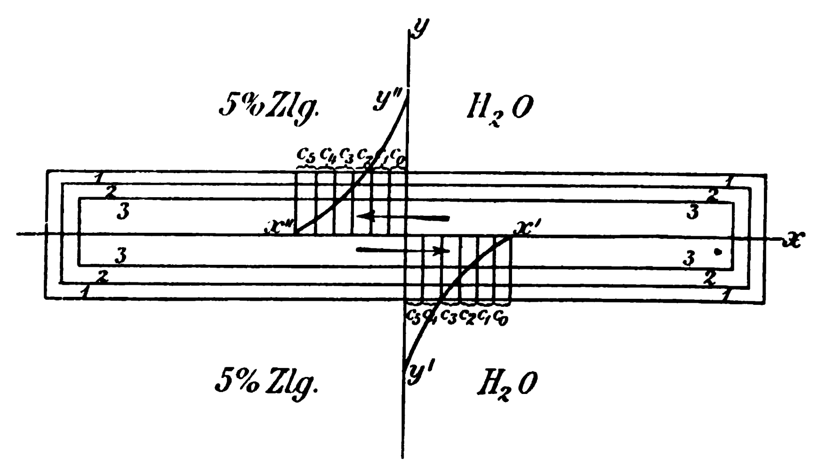


Fig. 7. 1 ruhende Plasmaschicht; 2 strömende Plasmaschicht; 3 Zellsaft.

punkte durch eine Kurve $x'y'$ bezw. $x''y''$, so wird die Gestalt derselben durch verschiedene Ursachen beeinflußt sein, aber auf jeden Fall muß sie der Bedingung genügen, daß der Wassergehalt innerhalb der beiden Strecken nach einer bestimmten Richtung hin sich fortwährend vermindert oder fortwährend vermehrt, d. h. die Kurve muß eine stetige und ohne Wendepunkte sein. Ein Blick auf die Figur belehrt uns nun sofort, daß die Richtung, in welcher der Wassergehalt der aufeinanderfolgenden plasmatischen Querschnitte stetig größer, bezw. stetig kleiner wird, in beiden Strecken die gleiche ist.

Die erste, wenige Minuten nach Beginn des Versuches sich einstellende Reizwirkung, welche nur wenige Zellen nicht erkennen ließen, besteht nun in einer erheblichen Verlangsamung der Strömung über dem ganzen Teil der Zelle, der sich in der Zuckerlösung

befindet. Während in dem in Wasser liegenden Zellteil die Strömung mit scheinbar ungeänderter Geschwindigkeit weitergeht (manchmal sah der Verfasser besonders bei Anwendung einer stärkeren Konzentrationsdifferenz — 6 Proz. — anfangs auch eine Verlangsamung der Strömung auf der Wasserseite, die erst nach längerer Dauer des Versuches verschwand), kann diese auf der Zuckerseite je nach der Größe der Konzentrationsdifferenz und der individuellen Disposition der Zelle um mehr als die Hälfte verringert sein.

An manchen Zellen sieht man an der Austrittsstelle aus Vaselin in die Zuckerlösung, wenn zufällig der aus dem Wasserbereich kommende Plasmastrom der Beobachtung zugänglich ist, diese Verlangsamung innerhalb einer sehr kurzen Wegstrecke gleichsam ruckartig eintreten. In anderen Zellen tritt diese Verlangsamung in deutlicher Weise erst in einem größeren Abstande von dieser Stelle ein. Wir haben nun einen dem Anscheine nach analogen Vorgang bei Zellen, welche quer über zwei verschieden warme Flachrohre gelegt waren, kennen gelernt, aber es wird sich gleich zeigen, daß zwischen hier und dort ein wesentlicher Unterschied besteht; denn wenn wir in letzterem Falle die Zelle dann ganz auf das kältere Flachrohr bringen, so geht nun die Strömung in der ganzen Zelle mit verringerter Geschwindigkeit vor sich und wir dürfen dieser Erscheinung kaum eine andere Annahme unterlegen als die, daß die molekularen Vorgänge in dem die Strömung erzeugenden Bewegungsmechanismus direkt durch die niedrigere Temperatur eine Verlangsamung erfahren. Anders verhält es sich aber, wenn wir eine Zelle in toto aus Wasser in die entsprechende Zuckerlösung bringen. Geschwindigkeitsmessungen ergeben hier den gleichen Durchschnittsbetrag für beide Flüssigkeiten. Es bleibt nichts übrig, als diese Stromverlangsamung auf der Zuckerseite als verursacht durch eine Art „tonischer" Dauererregung aufzufassen, die aber die merkwürdige Eigenschaft hat, in der Regel sich von den Orten ihrer Entstehung nur nach einer Seite hin fortpflanzen zu können.

Es entsteht uns vorerst die Frage, ob die reizleitende Substanz dabei direkt erregt wird, oder ob eine andere Differenzierung im Plasma durch einen der beiden neu in die Zelle eingeführten Zustände in irgend einer Weise affiziert wird und die

Erregung in der reizleitenden Substanz erst auf indirektem Wege zustande kommt. Machen wir nun die letztere Annahme, so ist nicht einzusehen, warum dann die Erregung in der durch die gegebenen Versuchsbedingungen nicht alterirten, reizleitenden Substanz sich nicht nach beiden Seiten fortpflanzen soll, nachdem wir doch derselben nach Analogie bei Muskel und Nerv ein doppelsinniges Reizleitungsvermögen zusprechen müssen. Aber auch bei nur einsinniger Leitung müßte im intakt gebliebenen Reizleitungssystem eine Erregung sich in der ganzen Zelle verbreiten können. Wenden wir uns der ersteren Vorstellung zu, so müssen wir annehmen, daß entweder durch den Wasserein- und Ausstrom oder durch die Verschiedenheit des Wassergehalts aufeinanderfolgender plasmatischer Querschnitte das reizleitende System eine derartige Einwirkung erfährt, daß es „tonisch" erregt wird, aber diese Erregungen können in der Regel nur in der Richtung des verminderten Wassergehaltes, nicht umgekehrt sich fortpflanzen. Doch auch hier stoßen wir auf eine Schwierigkeit. Wenn man nämlich Zellen viermal über Vaselin brückt, auf die dadurch entstandenen fünf Felder abwechselnd Wasser, 5-proz. Zuckerlösung, Wasser bringt und dann auf eines der beiden Zellenden Eiswasser träufelt, so pflanzt sich die durch den Kältereiz ausgelöste Stillstandserregung durch die ganze Zelle fort, obwohl dieselbe in beiden Strombetten zwei Ein- bezw. Ausstromsstellen in einer Richtung passieren muß, in welcher die „tonischen", Strom verlangsamenden Erregungen nicht durchzutreten pflegen. Hier kann vielleicht der Einwand gemacht werden, daß die durch den Kältereiz ausgelöste Erregung infolge ihrer Stärke die Stellen erschwerter Passage überschreiten konnte. Aber wir werden weiter unten Stillstandserregungen kennen lernen, die gerade in der Richtung des „verminderten Wassergehalts" nicht fortgeleitet werden können. Ebensowenig besitzen wir sichere Anhaltspunkte zur Entscheidung der Frage, welches der beiden Momente, der Ein- und Ausstrom oder der verschiedene Wassergehalt aufeinanderfolgender Schichten den Anlaß zu der „tonischen" Erregung giebt.

Hat man Zellen einige Zeit dem Versuche mit Wasser und einer 5-proz. Zuckerlösung ausgesetzt, so sieht man nun in der überwiegenden Mehrzahl der Zellen noch eine andere Reizwirkung auftreten, nämlich plötzlich eintretende und bald vorübergehende Stillstände, die sich über

die ganze Zelle gleichmäßig ausbreiten. Sie beginnen manchmal schon nach 5 Minuten, in anderen Fällen aber erst nach mehreren Stunden. Ist der erste Stillstand eingetreten, dann folgen bald andere nach in unregelmäßigen Pausen von wenigen Minuten bis zu einer Stunde. Pausen von 10—15 Minuten waren in meinen Versuchen die häufigsten. Diese plötzlich eintretenden Stillstände bald vorübergehender Art zeigen sich auch noch einige Zeit hindurch, nachdem man die Zelle entweder ganz in Wasser oder ganz in 5-proz. Zuckerlösung gebracht hat, und sind dann als Nachwirkungen des vorher bestandenen Wasser-, Ein- und Ausstroms anzusehen. Bei solchen Zellen, bei denen sich die Stillstände über die ganze Zelle erstrecken, könnte man die Vermutung hegen, daß sie vielleicht durch intermittierende Steigerungen der „tonischen" Dauererregung verursacht wären, wobei der stärkere Reiz nach beiden Seiten sich ausbreiten könnte. Als ich aber Zellen mit 6-proz. Zuckerlösung und Wasser behandelte, so zeigten allerdings viele hochgradige Störungen der Strömung im Wasser- und Zuckerteil, hauptsächlich bestehend in großen Ungleichförmigkeiten der Stromgeschwindigkeit. Andere ertrugen jedoch diese Konzentrationsdifferenz in dieser Beziehung ziemlich gut und zeigten einesteils eine sehr beträchtliche Verlangsamung auf der Zuckerseite, anderenteils solche ruckartig eintretende Stillstände auf der Wasserseite — und zwar nur auf dieser. Ja manche Zellen erwiesen sich hierbei so empfindlich, daß, nachdem einmal der erste Stillstand auf der Wasserseite eingetreten war, diese Stillstände durch längere Zeit hindurch so häufig aufeinander folgten, daß die Strömung im Wasserteil gar nicht recht mehr in Fluß kommen konnte, während dieselbe auf der Zuckerseite, wenn auch verlangsamt, stetig weiter ging. Es war also hier zu einer scheinbaren Umkehrung des gewohnten Bildes gekommen: Auf der Zuckerseite stetige relativ lebhafte Strömung, auf der Wasserseite eine hochgradige Verlangsamung derselben. Es ist klar, daß diese Thatsache die obige Vermutung, daß die Stillstände von intermittierenden Steigerungen der „tonischen" Erregung herrühren könnten, als unzutreffend kennzeichnet. Da unter der großen Anzahl von Beobachtungen dem Verfasser stets Stillstände, die sich entweder über die ganze Zelle oder nur auf den Wasserteil erstreckten, vorgekommen sind, erscheint ihm der Schluß gerechtfertigt, daß die „tonische" Dauererregung bei nicht zu hochgradiger

Konzentrationsdifferenz (5 Proz.) wahrscheinlich niemals zur Stillstandserregung sich steigern kann. Von den „tonischen" Erscheinungen lehrt uns die direkte Beobachtung, daß sie in der Regel nur in der Richtung verminderten Wassergehaltes der plasmatischen Querschnittsschichten sich ausbreiten können; die hier auftretenden Stillstandserregungen vermögen aber unter Umständen in dieser Richtung nicht durchzutreten, ein absolut unverständliches Verhalten!

Es scheint nun, daß wir für das Zustandekommen dieser plötzlich eintretenden und bald wieder verschwindenden Stromsistierungen mit hoher Wahrscheinlichkeit den ständigen Wasserein- und Ausstrom verantwortlich machen, vielleicht dieselben im Sinne des vorigen Kapitels als „Spülwirkungen" ansehen dürfen. Dafür spricht sowohl die Thatsache, daß der Wasserein- und Ausstrom immer erst eine mehr minder lange Zeit eingewirkt haben muß, ehe es zu den Stillständen kommt, als auch die als Nachwirkungen zu beurteilenden Stromsistierungen nach Aufhebung des Wasserein- und Ausstroms; derselbe muß also noch längere Zeit andauernde Veränderungen im Chemismus der Zelle erzeugt haben.

Zum Schluß sei noch auf einige Unterschiede zwischen den hier besprochenen und den im vorigen Kapitel behandelten, plötzlich eintretenden Stillständen rasch vorübergehender Art hingewiesen. Sie können nicht ein und dieselbe Ursache haben, da die in diesem Kapitel besprochenen Stillstände auch in solchen Zellen auftreten, welche für plötzliche Konzentrationsänderungen absolut unempfindlich sind, und da sie oft in solcher Frequenz zustande kommen, wie man dieselbe niemals innerhalb derselben Zeit durch Konzentrationsänderungen erreichen kann.

IX. Kapitel.

Die elektrische Reizung.

Die Einwirkung des elektrischen Stromes auf pflanzliches Plasma wurde schon verschiedentlich studiert, und verweise ich auf die diesbezügliche Litteraturangabe in W. ENGELMANN's Abhandlung (l. c.). Speciell bei den Characeen hat zuerst BEQUEREL

und später VELTEN hierüber Beobachtungen angestellt, und es genüge, die Resultate des letzteren (Sitzungsberichte der k. Ak. d. W., math.-nat. Klasse, Bd. 73, I, S. 350, 1876), soweit sie sich auf die von ihm untersuchte Chara foetida beziehen, anzuführen: „Nach meinen Beobachtungen ist die Wirkung des konstanten und Induktionsstromes die gleiche. Es tritt stets beim Durchleiten eines genügend starken Stromes eine Verlangsamung der Bewegung ein, die im Verhältnis zur Intensität des elektrischen Stromes steht. Für Chara sind relativ nur sehr schwache Ströme in Anwendung zu bringen, um einen Effekt hervorzurufen, was bei den geringen Leitungswiderständen, die die Pflanze darbietet, leicht erklärlich ist. Tritt einmal eine Verlangsamung ein, so kehrt der Plasmastrom nur ganz allmählich wieder zu seiner früheren Schnelligkeit zurück. Plasmakörner, ziemlich nahe der Wandung in der Mitte des Stromes gelegen, brauchten stets 5 Sekunden, um eine Strecke von 226 Mikromillimetern zurückzulegen; durch kurze Einwirkung eines Induktionsstromes wurde fast Stillstand erzeugt; nach und nach trat aber wieder eine regelmäßige Bewegung ein; nach Verlauf einer halben Stunde wurde dieselbe Strecke bereits wieder in 10 Sekunden durchlaufen. Erst nach $1^1/_2$ Stunden kehrte die ursprüngliche Geschwindigkeit zurück. Starke Stromintensitäten bringen momentan für immer Stillstand der Bewegung hervor; zu gleicher Zeit runden sich in solchen Fällen die an dem Primordialschlauch hängenden langgestreckten Chlorophyllkörner ab. Die in dem Protoplasma rotierenden Chlorophyllkörner hören ebenfalls auf, ihre selbständigen Drehungen auszuführen in dem Maße, als die Stromintensität wächst. Man kann aber nicht sagen, daß die Strömung in der Bewegung des Protoplasma und der Chlorophyllkörner in gleichem Tempo verlaufe; ich habe öfters bemerkt, daß die Chlorophyllkörner noch unregelmäßige Schläge auf das Plasma ausüben, wenn das letztere fast schon in das Stadium der Ruhe eingetreten ist. Es zeigt sich somit auch hier die Unabhängigkeit beiderlei Erscheinungen voneinander, wenn ich dieselbe auch durchaus nicht eine unbedingte nennen will.

Der Primordialschlauch kontrahiert sich bei Stromschluß nicht leicht; bei sehr starken Strömen ist aber doch eine Kontraktion hervorzubringen, sie ist aber meist nur gering."

Wie ersichtlich, ist hier nichts von einer Beantwortung der Frage nach dem Gesetz der elektrischen Reizwirkung zu finden.

Es lag aber nahe, zu untersuchen, ob vielleicht etwas den elektrotonischen Reizwirkungen an Nerv- und Muskelfaser Analoges auch an pflanzlichem Protoplasma beobachtet werden könne, und es ist klar, daß die unberindete Nitellazelle ein ganz besonders günstiges Objekt für solche Untersuchungen darstellt, da das Verhalten ihrer Strömung in jedem Punkt der elektrotonischen Strecke das leicht zu beobachtende Reagens eventueller Einwirkungen ist.

Vor allem erwies es sich als zweckmäßig, die dem elektrischen Reizversuch auszusetzenden Zellen in einem Teil ihrer Länge (meistens ca. 5 mm) in Vaselin als einen Nichtleiter einzubetten. Der Vaselinstreifen ging durch die ganze Breite des Objektträgers, denselben in eine rechte und linke isolierte Hälfte teilend, und die quer über denselben gelagerte Zelle wurde wiederum durch ein leicht aufgedrücktes Deckgläschen in das Vaselin versenkt. (Fig. 8.)

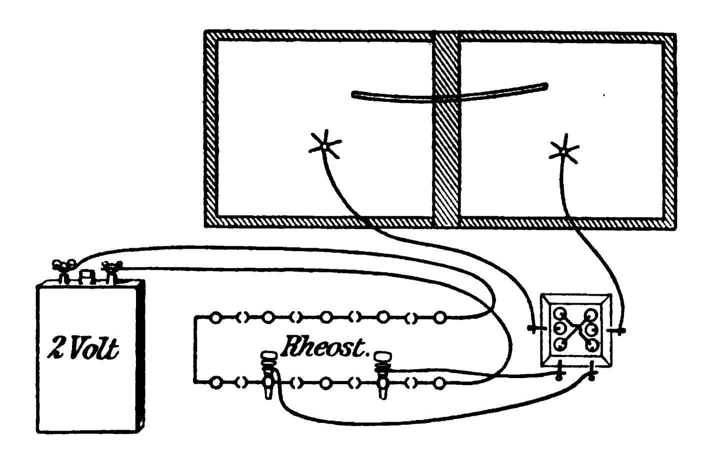


Fig. 8. Die Sterne bedeuten den Ort der Reizelektroden, die schraffierten Stellen des Objektträgers sind mit Vaselin bedeckt.

Der Reizstrom trat also hauptsächlich an den Austrittsstellen der Zelle aus dem Vaselin ein oder aus, innerhalb der Vaselinstrecke konnte er nur im Querschnitt der Zelle selbst seinen Weg nehmen, und hierdurch war also erreicht, daß dann in allen Zellen durch eine angenähert gleiche Stromstärke auch eine angenähert gleiche Stromdichte erzielt wurde und der Ort der Anode und Kathode stets genau bestimmt war. In der Figur ist auch die übrige Versuchsanordnung angedeutet, bei der der Strom eines 2-voltigen Accu-

mulators durch einen Stöpselwiderstand von 10000 Ohm geschlossen war. Von diesem Rheostaten wurden dann bestimmte Potentialdifferenzen mittels Laufstöpsel abgezweigt und der den ersteren entsprechende Reizstrom durch unpolarisierbare Elektroden der Zelle zugeleitet. Zur vollständigen Isolierung der beiden Hälften des Objektträgers waren auch dessen Ränder mit Vaselin gut eingefettet, was wiederum gestattete, auf beide Felder reichlich Brunnenwasser aufzubringen, ohne ein Ueberfließen desselben befürchten zu müssen. Dadurch, daß der möglichst große Objektträger in einen beweglichen Kreuztisch eingefügt war, war es möglich, nach Schließung des Reizstromes den Objektträger so weit zu verschieben, daß links und rechts von dem Vaselinstreifen die Strömung beobachtet werden konnte, wobei die mit Brunnenwasser angekneteten Thonstiefel fortwährend mit dem auf die beiden Felder aufgebrachten Brunnenwasser in breitem Kontakte blieben. Vor der Oeffnung des Reizstromes konnte dann gewünschten Falles die gleiche Stellung der Elektroden zur Zelle wie bei der Schließung wieder hergestellt werden. Schaltet man noch in den Reizkreis ein empfindliches Galvanometer ein, so kann man sich überzeugen, daß bei den hier notwendigen Verschiebungen des Objektträgers keine irgendwie in Betracht kommenden Schwankungen des Reizstromcs auftreten.

Aus einer großen Anzahl von in solcher Weise angestellten Versuchen ergiebt sich nun bei Anwendung des konstanten Stromes Folgendes:

I. Der erste, meistens auch noch der zweite und dritte Stillstandsreiz wird in der Regel durch bedeutend höhere Stromstärken erzeugt (ca. 400—700 Ohm Widerstand zwischen den Laufstöpseln), als die späteren (75—100 Ohm zwischen den Laufstöpseln), oder mit anderen Worten: Die Erregbarkeit durch den konstanten Strom nimmt anfangs rasch zu. Sie bleibt dann durch eine größere Anzahl von Reizauslösungen nahezu konstant und maximal, um schließlich wieder zu sinken. (Stadium der Ermüdung.)

II. Ist die Stärke des Reizstromes nur wenig größer als jene Stromstärke, welche bei dem in der Zelle jeweils vorhandenen Erregbarkeitszustand eben noch einen Stillstandsreiz auszulösen vermag,

so kommt sowohl durch Schließung als Oeffnung nach einer Latenzdauer von Bruchteilen einer Sekunde bis 7 und 8 Sekunden ein plötzlich eintretender und bald vorübergehender Stillstand der Strömung in der ganzen Zelle zustande.

III. Bei Anwendung stärkerer Reizströme bewirkt Schließung Stillstand auf der Kathodenseite, dagegen wird durch dieselbe die Strömung auf der Anode weder sistiert noch verlangsamt; die Plasmaströmung auf der Kathodenseite stellt sich während des Stromschlusses fast niemals in der früheren Geschwindigkeit wieder her und bleibt in vielen Fällen während der ganzen Dauer desselben erheblich verlangsamt. (Dauererregung durch den Katelektrotonus). Oeffnung des Reizstromes hat jetzt Stillstand der Plasmaströmung der Anodenseite zur Folge, der jetzt ausschließlich auf diese Seite beschränkt bleibt; auf der Kathodenseite sieht man im Gegenteil die zuvor durch den Katelektrotonus dauernd herabgesetzte Geschwindigkeit der Plasmaströmung alsbald zunehmen.

Aus III. findet II. seine Erklärung: Auch bei schwachen Strömen gilt das Gesetz, daß das Entstehen des Katelektrotonus und das Verschwinden des Anelektrotonus reizauslösende Momente sind, aber hier kann die von der Kathode ausgehende Erregung noch die Anode überschreiten und umgekehrt. Bei stärkeren Strömen jedoch kann die von der Kathode ausgehende Erregung die durch den Anelektrotonus in ihrer Erregbarkeit herabgesetzte Strecke nicht mehr durchschreiten, während bei der Oeffnung des Stromes das Verschwinden des Katelektrotonus von einer vorübergehenden Herabsetzung der Erregbarkeit der vordem katelektrotonischen Strecke gefolgt ist, weshalb die durch das Verschwinden des Anelektrotonus erzeugte Erregung durch diese Strecke sich nicht mehr fortpflanzen kann.

Die vollständige Analogie des „Stillstandsgesetzes“ mit dem Zuckungsgesetz ist somit erwiesen.

Von Interesse ist auch, daß bei diesen Versuchen sich öfters eine gewisse Unabhängigkeit des Kat- und Anelektrotonus von einander zeigte. Wenn auch im allgemeinen die durch eine bestimmte Stromstärke bedingten elektrotonischen Zustände sowohl an der Anode wie an der Kathode reizauslösend wirkten, so kamen doch dem Verfasser einige Male Zellen vor, in denen die durch Verschwinden des Anelektrotonus bedingte Stillstandserregung erst durch auffallend hohe Stromstärken hervorgerufen werden konnte. Eine dieser Zellen zeigte bei 200 Ohm zwischen den Laufstöpseln nach Schließung einen über die ganze Zelle sich ausbreitenden Stillstand, bei 500 Ohm zwischen den Laufstöpseln einen auf die Kathodenseite beschränkten Stillstand; die Oeffnung des Stromes erzeugte aber erst bei 2000 Ohm zwischen den Laufstöpseln einen Stillstand auf der Anodenseite. Andererseits kamen auch öfters Zellen zur Untersuchung, bei denen die erste Reizwirkung nicht von der Kathode, sondern von der Anode ausging. Eine Zelle zeigte z. B. bei 100 Ohm zwischen den Laufstöpseln nach Schließung keinen Stillstand der Strömung, nach Oeffnung einen über die ganze Zelle sich ausbreitenden Stillstand.

Nach den Erfahrungen anderer Forscher an verschiedenen Organismen (siehe ENGELMANN, l. c.) war mit Sicherheit auch für die Characeen anzunehmen, daß der Reizstrom nicht bloß ein gewisses Dichtigkeitsminimum besitzen muß, wenn er einen Stillstandsreiz auslösen soll, sondern auch eine gewisse Zeitdauer seiner Einwirkung dazu notwendig ist. Wenn man eine Quecksilberwippe aus einer Ruhelage in die andere wirft und dabei den Reizstrom so schaltet, daß er in den beiden Ruhelagen der Wippe zum größten Teil durch einen Nebenschluß von geringem Widerstand anstatt durch die Zelle strömt und er nur während der kurzen Zeit des Hinüber- und Herüberwerfens der Wippe durch dieselbe geht, so kann man sich von der Richtigkeit obiger Annahme leicht überzeugen. Wenn man nämlich minimale Reizströme anwendet, so bleibt jeder Reizerfolg beim raschen Hin- und Herwerfen der Wippe aus, stellt sich jedoch sofort ein, wenn die Wippe langsam umgelegt wird.

Ebenso hat man bei diesen Versuchen häufig Gelegenheit, die Thatsache der „Summation“ einzeln für sich unwirksamer Reize auch für die Nitellazelle zu bestätigen.

Auch die Frage, ob die Form der Kurve, nach welcher der Reizstrom ansteigt, eventuell abfällt von Einfluß auf den Reizeffekt ist, läßt sich mit Hilfe von Induktionsströmen leicht beantworten. Das Ansteigen und Abfallen des Oeffnungs-Induktionsstromes geschieht bekanntlich in einer steileren Kurve als das des Schließungsschlages. Man braucht nun nur in den Induktionsstromkreis, in dem sich auch die Zelle befindet, eine stromumkehrende Wippe einzuschalten, wodurch man dem der gleichen Stellung der Schlittenrolle entsprechenden Oeffnungsschlag gleiche Richtung mit dem vorausgegangenen Schließungsschlag zu geben vermag. Das ist notwendig, da ein eventueller Eigenstrom der Zelle sonst Täuschungen verursachen könnte. Jetzt überzeugt man sich, daß bei einem bestimmten Rollenabstand der Schließungsschlag noch ohne alle Einwirkung auf die Strömung ist, während bei unverändertem Rollenabstand der gleichgerichtete Oeffnungsschlag Stillstand der Strömung in der ganzen Zelle hervorruft.

Anschließend an diese Beobachtung, welche uns die Reizauslösung abhängig erscheinen läßt von dem zeitlichen Verlauf der Schwankung des Reizstromes, konnte man zu der Vorstellung gelangen, daß, ähnlich wie beim Muskel und Nerv, vielleicht auch bei der Nitellazelle ein „Einschleichen" in einen starken Kettenstrom und ein darauffolgendes „Ausschleichen" aus demselben möglich wäre, ohne daß dabei eine Stillstandserregung zustande käme. Als eine zweckmäßige Versuchsanordnung erwies sich folgende: In den Stromkreis eines 4-voltigen Accumulators wurde eine stark gespannte, isoliert aufgehängte, ungefähr 2,3 mm dicke und 10 m lange weiße Seitenschnur, die mit konzentrierter Zinkvitriollösung getränkt war, dadurch eingeschaltet, daß nahe ihren Enden zwei amalgamierte, aus einem starken Zinkstab angefertigte Haken an ihr aufgehängt waren. Von diesen führten dann Zuleitungsdrähte zum Accumulator. Zwei weitere ebensolche Haken befanden sich innerhalb der ersteren und konnten einander genähert werden. Von ihnen gingen Zuleitungsdrähte zu den unpolarisierbaren Reizelektroden. Sämtliche an der Seidenschnur hängende Elektroden lagen nicht unmittelbar auf der Seidenschnur, sondern auf Bäuschen von mit konzentrierter Zinkvitriollösung getränktem Flanell, vermittelst deren die Haken die Seidenschnur in einer Länge von 3 cm fest umklammerten, so daß eine Verschiebung der Elektroden nur mit einem ziemlichen Kraftaufwand

bewerkstelligt werden konnte. Dadurch war allen etwaigen Kontaktunterbrechungen und Aenderungen des Uebergangswiderstandes an den Kontaktstellen vorgebeugt. Die Schnur und die Kontaktbäusche wurden während des Versuches öfters mit konzentrierter Zinkvitriollösung befeuchtet.

Das Ergebnis dieser Versuche war folgendes:

IV. Auch bei ganz allmählichem Entfernen der inneren Elektroden voneinander gelingt es nicht, eine überhaupt noch erregbare Zelle in den Reizstrom einzuschleichen; bei einer gewissen Stromstärke tritt Stillstand der Strömung ein, der hier in der Regel auf die Kathodenseite beschränkt bleibt, was entweder dadurch bedingt sein kann, daß der Anelektrotonus hier stets Zeit genug hat, sich völlig auszubilden; oder dadurch, daß beim „Einschleichen" die katelektrotonische Erregung erst bei größerer Stromstärke eintritt, als bei momentaner Schließung des Reizstromes, oder durch beides.

Es sei hier hinzugefügt, daß mitunter Zellen zur Untersuchung kamen, die sich für Auslösung der katelektrotonischen Stillstandserregung auch beim „Einschleichen" so empfindlich erwiesen, daß Stillstand bereits bei einer Stromstärke erfolgte, bei welcher er die anelektrotonische Strecke noch überschreiten konnte. Andererseits kam es bei dieser Versuchsmethode auffallend häufig vor, daß ein bestimmter Abstand der Innenelektroden erreicht werden konnte, ohne daß es dabei zu einer katelektrotonischen Erregung gekommen wäre, während dann ein momentanes Oeffnen des Kettenstromes bereits einen von der Anode ausgehenden und oft auf die Seite derselben beschränkt bleibenden Stillstand hervorrief.

V. Das „Ausschleichen" aus starken Strömen durch sehr allmähliches Zusammenschieben der in großem Abstande [illegible] Innenelektroden erzeugt in der Regel eine anelektrotonische Stillstandserregung, und zwar auch dann, wenn die Zelle beim „Einschleichen" in den Strom eine mehrmalige [illegible]mal Stillstandserregung gezeigt hat.

In [illegible] Fällen hat der Verfasser [illegible] beim Zusammenschieben der inneren [illegible] Abstand auf [illegible] mm [illegible] keine [illegible] beim Zusammenschieben [illegible] mit einem Stillstand

ein. Es wurde jedoch damals versäumt, zu untersuchen, ob hier nicht die Wegräumung eines Widerstandes einen eventuell vorhandenen Eigenstrom der Zelle so weit verstärkt hat, daß er nun erregend auf dieselbe wirken konnte. Daß übrigens der Eigenstrom mancher Zellen so stark sein kann, um bei Kurzschluß und nachfolgender Oeffnung des Zellkreises Stillstandserregung auszulösen, ist dem Verfasser bei zwei Zellen begegnet. Es sei hier auch bemerkt, daß auch beim „Einschleichen“, wenn dasselbe mehrmals wiederholt wurde, regelmäßig die ersten katelektrotonischen Erregungen bei viel größeren Stromstärken auftraten als die späteren.

Die Vermutung, die sich bei diesen Versuchen aufdrängt, daß die minimal reizerregende Stromdichte in manchen Fällen außerordentlich geringfügig sein muß, findet eine Bestätigung durch die Bestimmung derselben an einer Zelle, die sich als sehr reizbar erwies: Der in den Reizkreis eingeschaltete DEPREZ'sche Spiegelgalvanometer ergab bei einem Abstand der Skala vom Spiegel = 2 m einen Ausschlag von 1 Skalenteil pro 0,000000007721 Ampère. Der Reizstrom wurde durch Einschaltung bestimmter Potentialdifferenzen am Stöpselrheostaten vermittelst zweier Laufstöpsel, im Nebenschluß gewonnen. Diejenige Stromstärke, die zur Erzeugung des ersten von der Kathode ausgehenden Stillstandsreizes notwendig war, brachte am Galvanometer eine Ablenkung von 30 Skalenteilen hervor. Die minimale Stromstärke zur Auslösung der fünften katelektrotonischen Stillstandserregung erzeugte nur mehr 4 Skalenteile Ausschlag. Der (äußere) Durchmesser der Zelle über der Kathode betrug 610 Micra, woraus sich, die Stromdichte von 1 Ampère in 1 qmm Querschnitt = 1 gesetzt, nur eine Stromdichte = 0,0000010568 berechnet.

Zum Schluß dieses Kapitels sei noch einer Versuchsreihe gedacht über den Einfluß der Stillstandserregung in der einen Zelle auf die Strömung in den mit derselben noch in natürlichem Zusammenhang befindlichen Nachbarzellen. Von 12 dem Versuch unterworfenen Zellpaaren (Stengelinternodien) ergaben nun 9 das interessante Ergebnis, daß ein durch einen elektrischen oder einen Kältereiz in der einen Zelle erzeugten Strömungsstillstand sich auch in das benachbarte Stengelinternod fortpflanzte. Durch diese Thatsache ist das Vorhandensein plasmatischer,

reizleitender Verbindungen zwischen diesen Zellen erwiesen, auch wenn sie noch nicht gesehen worden sind. Manche dieser Zellpaare zeigten nun ein verschiedenes Verhalten, je nachdem Zelle 1 oder Zelle 2 gereizt wurde, indem nur bei Reizung der einen sich die Stillstandserregung in die andere fortpflanzte, nicht aber in umgekehrter Richtung. War der Reiz kein maximaler, so konnte durch Verstärkung desselben manchmal die Fortpflanzung der Erregung in die benachbarte Zelle erzielt werden, in anderen Fällen war jedoch auch dadurch kein Erfolg zu erreichen. Diese Erscheinung erklärt sich wohl am einfachsten durch die Annahme, daß die zusammenhängenden Zellen nicht immer in gleicher Weise erregbar sind und die Erregung bei ihrer Fortpflanzung ein Dekrement erleiden kann, wie wir es weiter unten noch sehen werden. In 6 der untersuchten Fälle wurde auch darauf geachtet, ob die Erregung aus einem Stengelinternod auch in die untersten Blatterinternodien der jungen Quirle eintreten kann, und in keinem dieser Fälle auch bei maximaler Erregung der gereizten Zelle etwas Derartiges bemerkt. Ob hier ein Zufall oder ein allgemeines Gesetz vorliegt, kann jedoch natürlich nur durch eine weit größere Anzahl von Versuchen entschieden werden. In all den Fällen, in denen maximale, von Stillstand gefolgte Erregung der einen Zelle keinen Stillstand in der Nachbarzelle erzeugte, wurde die erstere dann stark mechanisch gereizt, und jetzt war dann auch in diesen Fällen Stillstand in der Nachbarzelle und in den Blattinternodien zu beobachten.

Daß jeder durch elektrischen Reiz erzeugte Stillstand auch auf die sich drehenden Chlorophyllkörper sich erstreckt, war nach den vorausgegangenen Beobachtungen bei durch andere Reize erzeugten Stillständen nicht anders zu erwarten.

X. Kapitel.

Elektrotonische Ströme in der extrapolaren Strecke.

Zum Nachweise solcher bei Nitella syncarpa kann man sich mit Vorteil der gleichen Methode bedienen, wie wir sie im vorigen

Kapitel behufs des Einschleichens einer Zelle in einen Reizstrom angewandt haben. Es ist nur noch nötig, die Zelle über zwei weitere Vaselinstreifen zu legen, und zwei weitere unpolarisierbare Elektroden, die mit einem Kapillarelektrometer verbunden sind, mit bestimmten Abschnitten der Zelle in Kontakt zu bringen (Fig. 9). Durch sachtes Aufdrücken kleiner Deckglasstückchen über jene Stellen, wo die Zelle über Vaselin gebrückt war, wurde auch hier eine innige Umschließung der betreffenden Zellstrecke vom Vaselin erzielt.

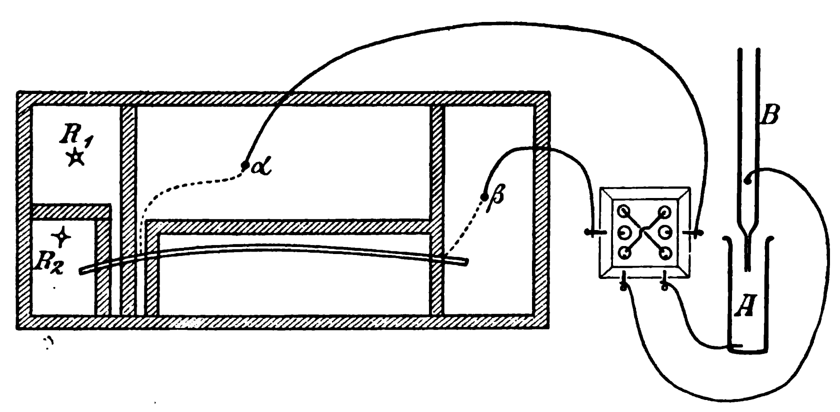


Fig. 9. Die getüpfelte Linie verbindet die thatsächlich abgeleiteten Abschnitte der Zelle mit den unpolarisierbaren Elektroden des Capillarelektrometers. Der elektrotonisierende Strom tritt durch die Elektroden R_1 R_2 in die Zelle ein.

Ueber den Gebrauch des (LIPPMANN'schen) Kapillarelektrometers sei noch folgendes bemerkt: Bekanntlich sind nur jene Aenderungen des Standes der Quecksilberkuppe in der Kapillare zur Messung elektrotonischer Kräfte geeignet, welche durch einen aus der verdünnten Schwefelsäure in das Quecksilber der Kapillare tretenden Strom erzeugt werden, wenn also in unserer Zeichnung das Glasgefäß *A* mit dem positiven Pol, die Kapillare *B* mit dem negativen Pol einer Stromquelle verbunden ist. Wir wollen das im Folgenden die „normale" Stromrichtung nennen. Läßt man jedoch den Strom in umgekehrter Richtung in das Elektrometer eintreten, dann wird die Quecksilberkuppe gegen das Ende der Kapillare zu getrieben und bei entsprechender Spannungsdifferenz an den beiden Polen kommt es sogar zu einem kontinuierlichen Ausströmen des Quecksilbers aus *B* in *A*. Die Ausschläge des

Quecksilberfadens bei „abnormaler“ Stromrichtung waren nun in der von mir benützten Kapillare in der Regel erheblich größer, besonders bei größeren Spannungsdifferenzen. So sank (im mikroskopischen Bild) z. B. die bei kurz geschlossenem Elektrometer auf Skalenteil 19,2 des Okularmikrometers befindliche Kuppe unter der Einwirkung einer Potentialdifferenz = $^1/_{50}$ Volt in der „normalen“ Richtung um 1,6 Skalenteile, während sie bei „abnormaler“ Stromrichtung um 5,2 Skalenteile stieg. Bei einer Potentialdifferenz = $^1/_{25}$ Volt sank die Kuppe in der „normalen“ Richtung um 1,8 Skalenteile, in der „abnormalen“ stieg sie um 12,6 Skalenteile; und bei einer Potentialdifferenz = $^1/_{10}$ Volt betrug der Ausschlag der Quecksilberkuppe in der „normalen“ Richtung 2,2 Skalenteile, in der „abnormalen“ dagegen 50 Skalenteile. Es schien also unter Umständen zweckmäßig, zum qualitativen Nachweis geringerer Potentialdifferenzen im Elektrometer die abnormale Stromrichtung herzustellen. Es sei hier der Verlauf eines derartigen Versuches beschrieben.

Eine Zelle war in der in der Fig. 9 angedeuteten Weise auf dem Objektträger montiert; der elektrotonisierende Strom trat bei R_1 in die Zelle ein und bei R_2 aus derselben aus. Die Elektroden α und β des Elektrometerkreises befanden sich demnach auf Seite der Anode und der eventuell in der Zelle erzeugte Elektrotonus mußte im Elektrometer einen Strom anzeigen, der gleichgerichtet mit dem elektrotonisierenden war, also in der Zelle in der Richtung von β nach α strömte. Den obigen Ausführungen zufolge war daher die Elektrode α mit der Quecksilberkapillare B, die Elektrode β mit dem Schwefelsäuregefäß A zu verbinden. Ein Gehilfe brachte nun die auf der Seidenschnur zusammengeschobenen Innenelektroden ganz allmählich auf einen gegenseitigen Abstand von 3 m, während der Verfasser das Verhalten der Quecksilberkuppe in der Kapillare beobachtete. In der That bewegte sich entsprechend der Zunahme des Abstandes der Innenelektroden die Quecksilberkuppe aus ihrer Ruhelage gegen das Ende der Kapillare zu, also ganz im erwarteten Sinne, um 4,5 Skalenteile des Okularmikrometers. Als der Gehilfe dann wieder die Innenelektroden langsam zusammenschob, kehrte ebenso allmählich auch die Quecksilberkuppe in ihre frühere Ruhelage zurück. Nun wurden die Pole des elektrotonisierenden Stromes vertauscht, der Strom trat jetzt durch R_2 in die Zelle und bei R_1 aus derselben und die Elektroden α und β befanden sich demgemäß

auf der Kathodenseite. Die galvanische Wirkung des Elektrotonus mußte also die umgekehrte Richtung wie vordem besitzen und deshalb wurde die Wippe im Elektrometerkreis ebenfalls umgelegt, d. h. die Elektrode β war jetzt mit B, und α mit A verbunden. Wurde nun in gleicher Weise wie vorhin verfahren, so näherte sich die Quecksilberkuppe dem freien Ende der Kapillare um 12,8 Skalenteile des Okularmikrometers und ging beim Zusammenschieben der Innenelektroden auf der Seidenschnur von 3 m auf Null fast genau wieder in ihre frühere Ruhelage zurück. Das übereinstimmende Resultat mehrerer solcher Versuche ergab mit Sicherheit, daß die Nitellazelle durch einen konstanten Strom in „Elektrotonus" gerät. Wenn der Verfasser einen stärkeren Strom momentan durch die Zelle schickte und die ableitenden Elektroden auf der Anodenseite sich befanden, so wurde durch den Stromschluß auf dieser Seite die Strömung, wie aus dem vorigen Kapitel erhellt, nicht gestört. Die Quecksilberkuppe zeigte jedoch jetzt sehr häufig größere Schwankungen und meistens in dem Sinne, daß auf den ersten maximalen Ausschlag, der natürlich stets im Sinne der elektrotonischen Ströme erfolgte, ein alsbaldiges Absinken auf einen niedereren Stand (im mikroskopischen Bild) und ein darauffolgendes nochmaliges, aber minder beträchtliches Emporgehen der Kuppe, öfters auf ein unregelmäßiges Auf- und Abschwanken in die Erscheinung trat. War in den elektrotonisierenden Strom das DEPREZ'sche Galvanometer eingeschaltet, so zeigte häufig der Spiegel besonders bei stärkeren Strömen ähnliche Schwankungen, was mit Sicherheit auf veränderlichen Widerstand in der durchströmten Zelle schließen läßt.

XI. Kapitel.

Negativitätswelle und Erregung.

Durch die Arbeiten von BURDON SANDERSON und H. MUNK (ausführliche Litteraturangabe in BIEDERMANN's Elektrophysiologie, Jena 1895) sind an Dionaea muscipula nach erfolgter Reizung Aenderungen des galvanischen Verhaltens nachgewiesen worden,

die BURDON SANDERSON geradezu als „negative Schwankung" im Sinne der Zoophysiologie anspricht. Trotzdem müssen wir sagen, daß die Kompliziertheit dieser Erscheinungen eine absolut sichere Deutung im Sinne des oben genannten Autors nicht zuläßt. Es war daher von Interesse zu sehen, ob die Verhältnisse bei Nitella syncarpa nach dieser Richtung vielleicht günstiger lägen.

Die gleiche Versuchsanordnung, wie wir sie zum Nachweis des Elektrotonus benützten, läßt sich auch hier verwenden. Nur ist es zweckmäßig, die Reizelektroden R_1 und R_2 diesmal mit einem DU BOIS-REYMOND'schen Schlittenapparat in Verbindung zu bringen, da die durch schwache Induktionsströme erzeugten Stillstandserregungen von elektrotonischen Begleiterscheinungen fast völlig frei sind. Wir erzeugen also an dem einen Ende der Zelle einen Stillstandsreiz, der aber nicht auf den Ort seiner Entstehung beschränkt bleibt, sondern sich nach beiden Seiten über die ganze Zelle ausbreitet. Beobachten wir den Reizerfolg in einer Anzahl von Versuchen hart über dem Eintritt der Zelle aus dem Vaselin in das Bereich der Elektrode α, und in anderen Fällen an der entsprechenden Stelle des Bereichs der Elektrode β, so finden wir

I. jedesmal, wann der Induktionsschlag zur Stillstandserregung geführt hat, aber auch nur dann, einen oft sehr erheblichen, mehr oder minder rasch vorübergehenden Ausschlag der Quecksilberkuppe im Sinne einer Negativität von α gegen β.

II. Meldet ein Beobachter über α den ruckartig eintretenden Stillstand durch ein Tonsignal, ein zweiter den Beginn der Negativitätswelle im Kapillarelektrometer durch ein ebensolches, so erfolgt das letztere Signal in der Regel deutlich **vor** dem ersteren, ja in einzelnen Fällen liegt zwischen den beiden Vorgängen der Zeitraum einer vollen Sekunde, und die Kuppe kann bereits wieder vollständig in ihre frühere Ruhelage sich zurückbegeben haben, bevor der ruckartig auftretende Stillstand gemeldet wird.

III. Bei anderen Zellen ist der Verlauf der Negativitätswelle kein so rascher, die Kuppe braucht viele Sekunden, bis sie sich wieder in ihre frühere

Ruhelage eingestellt hat. Meldet ein die Strömung jetzt in β beobachtender Gehilfe den Eintritt des Stillstandes, so sieht man die Quecksilberkuppe in diesem Zeitpunkt oft noch eine erhebliche Negativität der Elektrode α gegen β anzeigen.

Daß diese Wirkungen auf die Quecksilberkuppe nichts zu thun haben mit Elektrotonus oder aus dem Reizkreis hereinbrechenden Stromschleifen, erhellt daraus, daß sie sowohl gänzlich unabhängig von der Richtung des Induktionsschlages, als auch von der Art der Reizung selber sind. Ein durch einen auf das Reiz-Ende aufgeträufelten Eiwassertropfen erzielter Stillstand erzeugt genau die gleiche Erscheinung im Elektrometer und in gleicher Stärke.

Es wäre nun denkbar, daß diese galvanischen Erscheinungen vielleicht durch den Strömungsvorgang selbst bezw. dessen Sistierung bedingt seien. Diese Annahme wird jedoch durch die unter II und III angeführten Beobachtungsergebnisse ausgeschlossen; denn wenn einesteils eine bestimmte Stelle α negativ werden kann schon zu einer Zeit, wo die Strömung an dieser und allen folgenden Stellen noch ungeschwächt im Gange ist, und wenn anderenteils dieselbe Stelle noch stark negativ sein kann, wenn die Strömung innerhalb der abgeleiteten Strecke α—β bereits vollständig aufgehört hat, dann kann der Strömungsvorgang bezw. dessen Sistierung nicht die Ursache der hier auftretenden Spannungsdifferenzen vorübergehender Art sein.

Damit sei nicht gesagt, daß die Strömung überhaupt von keiner Elektrizitätserregung begleitet sei. Die erstere kann ja nur im Gang erhalten werden durch einen ständigen Umsatz von chemischer Energie in mechanische und nach unseren jetzigen Anschauungen müssen wir uns chemische Zersetzungsprozesse wohl fast immer als von Elektricitätserregung begleitet vorstellen. Aber die letztere braucht durchaus nicht immer nach außen ableitbar zu sein. Wenn wir den Strömungsvorgang als die Ursache von Spannungsdifferenzen betrachten, so können wir uns leicht überzeugen, daß dieselben jedenfalls keine Einwirkung im Elektrometerkreis ausüben; denn sehr viele Stengelinternodien zeigten bei lebhafter Strömung nicht den geringsten Spannungsunterschied, gleichgiltig ob man ihre beiden durch Vaselin isolierten Enden oder eines ihrer Enden und einen der Mitte der Zelle entsprechenden Abschnitt zum Kapillar-

elektrometer ableitete. Solche Zellen geben aber während der Stillstandserregung oft sehr bedeutende Ausschläge in dem oben dargelegten Sinne. Auch O. HAAKE (Ueber die Ursachen elektrischer Ströme in Pflanzen, Flora 1892) ist auf Grund gewisser Beobachtungen zur Anschauung gelangt, daß „wohl überhaupt kein Zusammenhang der elektrischen Erscheinungen mit der mechanischen Bewegung des Plasma vorhanden ist (S. 480).

Aber auch noch andere Erwägungen führen uns zu der Einsicht, daß, wenn auch der Strömungsvorgang von einer Elektricitätserregung begleitet sein mag, diese letztere in einem an die Zelle angelegten Bogen für gewöhnlich keine Wirkungen ausüben kann. Den Ort, wo diese hypothetische Elektricitätserregung stattfinden müßte, könnten wir offenbar nur in die Grenzfläche zwischen strömender und ruhender Plasmaschicht verlegen der Art, daß die beiden Kontaktschichten gegeneinander elektromotorisch wirksam werden. Schon allein die Thatsache, daß unter gewissen Bedingungen ein Wasserstrom durch das Plasma hindurch zustande kommen kann, weist uns nun darauf, diese elektromotorisch wirksamen Flächen von Poren durchsetzt anzunehmen, so daß die elektromotorisch wirksamen Stellen keine ununterbrochene Fläche bilden können, sondern mit elektromotorisch indifferenten abwechseln werden, wie es Fig. 10 schematisch darstellt.

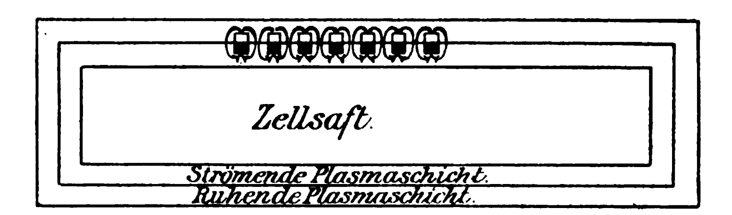


Fig. 10. Es ist hierin die Annahme gemacht, daß die ruhende Schicht positiv elektrisch gegen die strömende sei.

Wir haben es also gewissermaßen mit punktförmigen, ringsum von leitenden Substanzen umgebenen Elementen zu thun und wegen der großen Nähe der beiden Pole eines solchen wird es überhaupt unmöglich sein, zwei Elektroden bei einer von einem solchen Punktsystem ausgehenden Stromkurve an zwei Punkten verschiedenen Potentials anzulegen; die Spannungsdifferenzen

werden sich vielmehr durch die umgebende leitende Substanz in nächster Nähe eines solchen Punktsystems ausgleichen. Aber selbst wenn wir uns die beiden Kontaktflächen in Bezug auf ihre elektromotorischen Wirkungen als homogen vorstellen gleich der Oberfläche eines in Schwefelsäure getauchten Zinkstabes, so kämen als für die Ableitung günstige Stellen nur der Indifferenzstreifen einerseits, die Chlorophyllschicht andererseits in Betracht, und auch diese beiden Pole sind fürs erste einander so außerordentlich nahe und zweitens bei der von uns gewählten Methode der Ableitung an beiden Ableitungsstellen α und β stets gleichzeitig vorhanden und noch überdies reichlich mit Wasser überdeckt, so daß mit Bestimmtheit bei diesen Versuchen niemals auch nur eine Spur von Spannungsdifferenzen dieser Provenienz im Elektrometerkreis eine Wirkung ausgeübt haben kann. Ebensowenig kann denn auch irgend eine Aenderung der Größe solcher hypothetischer Spannungsdifferenzen in einem an die Zelle angelegten Bogen zur Beobachtung gelangen. Stellen wir uns dagegen vor, daß der den Stillstand der Strömung bedingende und die ganze Zelle durchlaufende Erregungsvorgang von einer Elektrizitätserregung der Art begleitet ist, daß die stärker erregten Querschnittsschichten der reizleitendon Substanz sich negativ gegen minder erregte verhalten, und daß die beiden Endpole einer solchen elektromotorisch wirksamen Strecke einen genügend großen linearen Abstand voneinander besitzen, wie er in der That für die „Negativitätswelle" im Muskel von Bernstein nachgewiesen ist (12 mm), so müssen offenbar derartige galvanische Erscheinungen wie die hier beobachteten zustande kommen. Wir dürfen es also als sicher betrachten, daß die „Negativitätswelle" in der Nitellazelle ausschließlich durch die mit der Erregungsleitung verbundene Elektrizitätserregung hervorgerufen ist.

Die Frage, warum es dann in der Regel nicht zu einem doppelsinnigen Ausschlag im Elektrometer kommt, indem ja die Negativitätswelle nicht bloß unter der Elektrode α, sondern auch unter der Elektrode β durchzieht, erledigt sich durch die Annahme einer entsprechend großen Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung einesteils und einer relativ großen Länge der Negativitätswelle andererseits. Diese Momente können zu einer Superposition beider entgegengesetzter Wirkungen führen, so daß es dann nicht zu einem doppelsinnigen Ausschlag, sondern zu einer

Verringerung jenes Ausschlages kommt, der durch die unter α durchziehende Negativitätswelle hervorgerufen war. Dementsprehend konnte denn auch die Größe des Ausschlages in der Kapillare beliebig verringert, oft bis zum Verschwinden gebracht werden durch thunlichste Annäherung von β an α. Immerhin war es auffallend, daß selbst bei einem Abstand von 6 cm zwischen α und β häufig keine Spur eines doppelsinnigen Ausschlages im Elektrometer zu sehen war. Das würde sich nun sehr einfach erklären durch die Annahme, daß in den untersuchten Zellen die Negativitätswelle bei ihrem Fortschreiten ein Dekrement erfahren habe. In der That müssen wir ein solches Dekrement unbedingt annehmen für die unter III angeführten Fälle: denn wenn eine Negativitätswelle mit gleicher Stärke unter die Elektrode β tritt, mit der sie die Elektrode α beeinflußt hat, so müßte zum mindesten im Moment der Stromsistierung an der Stelle β die Queck-

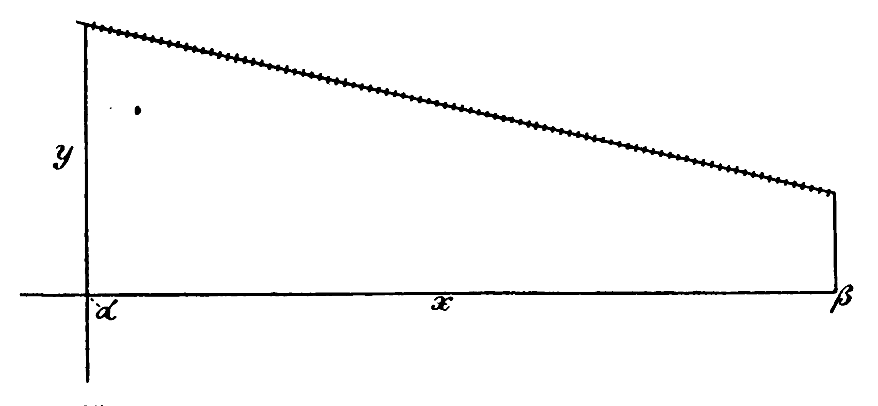


Fig. 11. Die gestrichelte Linie ist die in ihrem eigentlichen Verlauf unbekannte Kurve der negativen Spannungen zwischen den Ableitungsstellen α und β in einem bestimmten Moment nach stattgehabter Erregung.

silberkuppe im Elektrometer wieder in ihre Ruhelage zurücksinken Ein Andauern der Negativität der Elektrode α auch über diesen Moment hinaus ist nur denkbar unter Annahme 1) eines Dekrements der Negativitätswelle und 2) eines längeren Andauerns der elektromotorisch wirksamen Anordnung. Bei den unter III erwähnten Fällen muß unter Einwirkung dieser beiden Faktoren dann eine ähnliche Spannungsverteilung in den einzelnen Abschnitten der Zelle herrschen, wie es die Kurve in Fig. 11 schematisch andeutet.

Ein solches Dekrement der Erregung konnte nun der Verfasser an Stengelinternodien, die schon viele Monate in einem mit Brunnenwasser gefüllten Glase gelegen waren, direkt nachweisen. Ihre herabgesetzte Erregbarkeit zeigte sich sowohl in einer auffallenden Unempfindlichkeit gegen Schließungsinduktionsschläge, während Oeffnungsinduktionsschläge bei erheblich größerem Rollenabstand noch wirksam waren, als auch darin, daß viele derselben auch auf den Oeffnungsinduktionsschlag nur einige Mal ansprachen und dann selbst durch die stärksten Induktionsschläge zu keiner Stillstandserregung mehr veranlaßt werden konnten. Einzelne derselben reagierten jedoch ziemlich oft auf Induktionsschläge mit Stillstand und hierbei zeigte sich folgendes: Wurde einmal der Reizerfolg über der der Reizstelle nahen Ableitungsstelle α beobachtet, so ergab sich Stillstand der Strömung und ein ziemlich rasch verschwindender Ausschlag der Quecksilberkuppe im Sinne einer Negativität dieser Stelle; wurde dann über der Ableitungsstelle β am nicht gereizten Ende der Zelle die Strömung beobachtet, so zeigte sich hier niemals eine Beeinflussung der Strömung durch den Induktionsschlag, wohl aber zeigte sich die Negativität von α im Elektrometer. Dieser Versuch genügend oft wiederholt, bewies in unzweifelhafter Weise das Vorhandensein eines derart erheblichen Dekrements der Erregung, daß dieselbe am anderen Ende der Zelle die Strömung in keiner Weise mehr beeinflussen konnte.

Eine andere merkwürdige Beobachtung konnte gelegentlich der Versuche über die „Negativitätswelle“ bei Stillstandserregung öfters gemacht werden, besonders bei jenen Zellen, in denen die Negativitätswelle einen raschen Verlauf nahm. War die Stillstandserregung durch einen Schließungsinduktionsschlag erfolgt, und wurde jetzt alsbald nach Wiedereinstellung der Kuppe auf ihre frühere Ruhelage der Oeffnungsinduktionsschlag durch das eine Zellende geschickt, so blieb dabei die Quecksilberkuppe in einer Anzahl von Beobachtungen vollständig unbewegt, obwohl die kurz zuvor durch den Schließungsinduktionsschlag erzeugte Stillstandserregung von einer starken Negativitätswelle begleitet war, und obwohl dem Oeffnungsinduktionsstrom, wie oben gezeigt wurde, eine stärkere physiologische Wirkung zu eigen ist als dem Schließungsschlag.

Schlussbemerkungen.

Die in den vorstehenden Kapiteln besprochenen Versuchsergebnisse an der Nitellazelle lehren uns mit Bestimmtheit, daß in ihr 1) eine plasmatische Substanz vorhanden sein muß, die die Eigenschaft der Erregbarkeit und Erregungsleitung besitzt, 2) daß dieselbe Substanz ebenso, wie es in der Muskel- und Nervenfaser geschieht, durch das Entstehen des Katelektrotonus und das Verschwinden des Anelektrotonus erregt werden kann und 3) daß die in ihr ablaufende Erregungswelle ebenso wie jene in der Muskel- und Nervenfaser von einer „Negativitätswelle" begleitet ist. Der sichere Schluß, den wir daraus ziehen können, ist der, daß die reizleitenden Substanzen der Nitellazelle, der Muskel- und der Nervenfaser trotz aller Verschiedenheit in der Geschwindigkeit der Erregungsleitung, der Länge der Negativitätswelle, des Dekrements, der Frequenz der in der Zeiteinheit auslösbaren Erregungen etc. ein fundamentales Strukturprinzip gemeinsam haben müssen. In der Nervenfaser ist nur reizleitende Substanz, in der Nitellazelle wird der Strömungsmechanismus, in der Muskelfaser der Kontraktionsmechanismus von reizleitender Substanz begleitet, wie es die Fig. 12 schematisch andeutet.

Fig. 12. Das punktierte Feld stellt einen Längsschnitt durch die reizleitende Substanz in der Muskelfaser und Nitellazelle dar, die mit den durch die schwarzen Rechtecke angedeuteten Bewegungsmechanismen in Verbindung steht.

In diesem Schema ist die reizleitende Substanz von jener Substanz, die das Substrat des Bewegungsmechanismus bildet, differenziert dargestellt und der Verfasser weiß sehr wohl, daß er sich hiermit im Widerspruch mit jener Anschauung befindet, die sich Reizleitungsfunktion und Bewegungsfunktion in ein und dieselbe plasmatische Differenzierung hinein konstruiert denkt. Aber es ist die Frage, ob ein solches Vorgehen in der That eine Vereinfachung dieser Probleme bedeutet. Alle rein physikalischen Hypothesen über das Wesen der Erregungsleitung sowohl als der

Kontraktilität sind als völlig unzutreffend anerkannt und es kann keinem Zweifel unterliegen, daß diese beiden Erscheinungen nur als Funktionen bestimmter Molekularstrukturen gedacht werden können. Beide Funktionsmöglichkeiten nun in ein und dasselbe Molekül hinein zu konstruieren, ist eine evident kompliziertere Anforderung an die Bildungsfähigkeit der lebendigen Substanz, als wenn wir uns für beide Funktionen getrennte Molekularstrukturen vorstellen. Erwägungen gleicher Art gelten selbstverständlich auch für die erregungsleitende Substanz und den die Strömung bedingenden Bewegungsmechanismus in der Nitellazelle und sie sind um so berechtigter, als nicht ein einziges stichhaltiges Moment für eine derartige Verquickung zweier verschiedener Potenzen in ein und derselben Molekularstruktur geltend gemacht werden kann. Wir sagen also: Nerv- und Muskelfaser und Nitellazelle besitzen als etwas allen dreien Gebilden Gemeinsames reizleitende Substanz; in der Muskelfaser und der Nitellazelle begleitet dieselbe noch eine andere, von ihr verschiedene Differenzierung der lebendigen Substanz, die in der ersteren die Kontraktionserscheinung, in der letzteren den Strömungsvorgang bedingt.

Es schließt sich daran die Frage, ob vielleicht diesen beiden Bewegungsmechanismen ebenfalls ähnliche Strukturprinzipien zu Grunde liegen. In den That haben sich viele Forscher dieser Ansicht zugeneigt, offenbar wohl hauptsächlich unter dem Eindruck, daß es sich in beiden Fällen um greifbare Bewegungsäußerungen handelt. W. Engelmann spricht sich hierüber (l. c. S. 373) wie folgt aus: „Jeder Versuch nun einer Erklärung des Mechanismus der Protoplasmabewegungen muß nicht nur alle bekannten Modifikationen der Protoplasmabewegung umfassen, wie bereits Hofmeister mit Recht forderte, sondern muß auch im Prinzip auf die übrigen Kontraktilitätserscheinungen anwendbar sein. Denn die wesentliche Uebereinstimmung, welche zwischen allen in der Erscheinungsweise und den Bedingungen des Zustandekommens besteht, und besonders handgreiflich die allmählichen Uebergänge zwischen denselben beweisen, daß man es hier in allen Fällen mit Aeußerungen des nämlichen mechanischen Prinzipes, mit dem nämlichen elementaren Bewegungsmechanismus zu thun hat."

Nachdem wir jedoch zur Aufstellung einer sowohl der Muskelfaser als der Nitellazelle eigenen reizleitenden Substanz gelangt sind, können wir einer solchen Anschauung nicht mehr beipflichten; denn im Bewegungsmechanismus der Muskelfaser bedingt die von einer Negativitätswelle begleitete Erregung stets einen Bewegungsantrieb, in der Nitellazelle stets eine Bewegungshemmung. Es ist allerdings sicher, daß in vielen Zellen des Pflanzenreiches die Protoplasmaströmung durch mechanische Eingriffe, Verletzung etc. erst hervorgerufen wird. Aber diese Eingriffe sind anderer Natur, als die die Strömung sistierenden Reize, unter ihrer Einwirkung kommt es erst ganz allmählich zur Einleitung der Strömung, und es ist ganz unmöglich, sich in einer nicht strömenden Pflanze die Strömung als hervorgerufen durch eine rasch ablaufende, mit Negativitätswelle verknüpfte Erregungswelle vorzustellen. So bleibt auch bei Nitella die Quecksilberkuppe im Kapillarelektrometer, wenn die die stromsistierende Erregung begleitende Negativitätswelle abgelaufen ist, völlig unbewegt von dem Vorgang des Wieder-in-gang-kommens der Strömung. Bei den unter normalen Verhältnissen nicht strömenden Zellen muß man vielmehr die die Strömung erzeugenden Ursachen in einer mehr oder minder allmählich eintretenden Aenderung des chemischen Geschehens erblicken, veranlaßt durch eine Aenderung der Bedingungen, unter denen die Zelle vorher gestanden hatte. Bei den Characeen ist der Chemismus der Zelle schon normalerweise so beschaffen, daß eine kontinuierliche Strömung hiervon die Folge ist, und nur durch besondere Reize kann dieselbe vorübergehend sistiert werden, analog wie der Muskel durch ganz dieselben Reize nur vorübergehend aus seiner Ruhe zur Zuckung bestimmt werden kann.

Das diesen beiden Fällen gemeinsame Moment liegt darin, daß die Muskelfaser und die Nitellazelle durch gewisse von einer Negativitätswelle begleitete Erregungsvorgänge zu einer vorübergehenden Aenderung des Zustandes, in dem sie ohne derartige Einwirkungen verharren, veranlaßt werden können. Wir schließen daraus mit Recht, daß diese mit Negativität verknüpften Erregungen in der reizleitenden Substanz der Nitella- und der Muskelfaser ebenfalls einander völlig analoge Vorgänge darstellen und wenn wir somit zur Annahme

einer prinzipiellen Identität der Struktur der reizleitenden Substanz und der darin sich abspielenden von einer Negativitätswelle begleiteten Erregungsvorgänge in Muskel und Nitella gelangt sind, so kann die Verschiedenheit des Reizerfolges, der in dem einen Fall eine ruhende Organisation zur Arbeit, in dem anderen eine arbeitende zur Ruhe zwingt, nur in einer grundsätzlichen Verschiedenheit der den beiden Bewegungsmechanismen eigentümlichen Struktur zu suchen sein.

Zum Schlusse dieser Abhandlung fühlt sich der Verfasser verpflichtet, Herrn Prof. Dr. GÖBEL, Konservator des botanischen Gartens, für liebenswürdige Ueberlassung des zu den Untersuchungen benötigten Pflanzenmaterials und für die gütige Erlaubnis zur Benützung der Bibliothek des pflanzen-physiologischen Institutes seinen herzlichsten Dank zum Ausdruck zu bringen.

Druckfehlerberichtigung.

Seite 18 Zeile 5 von oben soll es heißen: Grundkreises anstatt Grundrisses.

Seite 32 Zeile 5 von oben muß es heißen: bei denen kein Verdrängen etc.

